Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

W. RUHLAND UNTERDEUFSTETTEN
L. BRAUNER MÜNCHEN
E. BÜNNING TÜBINGEN

49. BAND, 2. HEFT

MIT 61 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 29. MAI 1957)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1957

Planta (Berl.)

Preis DM 25.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E). Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*.

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophotographien u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Inst. der Universität.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

---

49. Band **Inhaltsverzeichnis** 2. Heft

Barth, H., Spektrale Reflexion und Remission an Blättern und blattähnlichen Organen. Mit 9 Textabbildungen 103

Schwemmle, J., Der Samenansatz bei Kreuzungen mit der Oenothera Berteriana ♀ nach Früh- und Spätbestäubung. Mit 27 Textabbildungen . . 135

Schwemmle, J., Das unterschiedliche Reifen und Altern der Samenanlagen in den verschiedenen Abschnitten des Fruchtknotens der Oenothera Berteriana. Mit 23 Textabbildungen 168

Ruge, U., und I. M. Hahn, Papierchromatographische Trennung verschiedener Auxine in verdünnten Salatextrakten. Mit 1 Textabbildung 205

Frenzel, B., Zur Abgabe von Aminosäuren und Amiden an das Nährmedium durch die Wurzeln von Helianthus annuus L. Mit 1 Textabbildung . . . 210

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta, Bd. 49, S. 103—134 (1957)

Aus dem Institut für landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn

SPEKTRALE REFLEXION UND REMISSION AN BLÄTTERN UND BLATTÄHNLICHEN ORGANEN*

Von

HERBERT BARTH

Mit 9 Textabbildungen

(Eingegangen am 26. Januar 1957)

Einleitung

Bei der Bedeutung, die Licht und andere Strahlung für die Pflanzenwelt besitzen, ist es von höchstem Interesse zu wissen, was von der von außen einfallenden Energie überhaupt in den Pflanzenkörper eindringt. Daß dies nur ein Teil sein kann, geht aus der Tatsache der Reflexion des Lichtes an Blättern hervor. HABERLANDT (1926) schreibt in seinem Buch „Eine botanische Tropenreise" sehr anschaulich von den blendenden Glanzlichtern des Tropenlaubes im west-javanischen Laubwald, die seiner Meinung nach zu den auffallendsten Erscheinungen der dortigen Pflanzenwelt gehören. Da heute außer der natürlichen Strahlung in weitem Umfang zu Kultur- und Versuchszwecken in der landwirtschaftlichen und gärtnerischen Praxis und für wissenschaftliche Zwecke auch künstliche Bestrahlung angewandt wird, ist die eingehende Kenntnis von Absorption, Transmission, Reflexion und Remission der dabei benutzten Strahlung in den verschiedenen Spektralbereichen auch in quantitativer Hinsicht ein dringendes Bedürfnis.

Die Pflanzenphysiologen haben schon sehr früh nach der Bedeutung der Reflexion gefragt und Untersuchungen darüber angestellt. Ursprünglich gingen sie dabei von der Annahme aus, daß die Transpiration für die Pflanze schädlich sei (REINITZER 1881), oder doch nur ein notwendiges Übel darstelle (VOLKENS 1887). WIESNER (1876) erklärte in diesem Sinn den Glanz der Blätter als Reflexion eines Teiles des Sonnenlichtes zum Schutz des Blattgewebes vor zu starker Durchstrahlung und Erwärmung. Daß durch glänzende Oberflächen die Erwärmung der Blätter kleiner gehalten wird, wies BAUMERT (1907) nach.

Die Wirkung der glänzenden Oberfläche kann noch durch zusätzliche Lichtstreuung gesteigert werden (Blauglanz auf Blättern und Früchten,

* Die vorliegende Arbeit ist eine gekürzte Wiedergabe der gleichbetitelten Dissertation, Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Bonn 1955.

GENTNER 1909). Auch Behaarung soll eine Lichtstreuung als Strahlungsschutz bewirken (BAUMERT), aber nur dann, wenn die Haare dichtstehend oder enganliegend seien (RENNER 1909). Ebenso wie dichte Behaarung kann auch eine Wachsschicht wirken (LINSBAUER 1901, BAUMERT), besonders dadurch, daß die Wachsschicht aus verschieden stark lichtbrechenden Substanzen besteht (WIESNER 1871). Zu dieser zerstreuenden Wirkung des Wachses gesellt sich noch sein Absorptionsvermögen für UV-Strahlen (URSPRUNG und BLUM 1917, K. und M. WUHRMANN-MEYER 1941). Auch durch Krusten und Salzausscheidungen soll ein Strahlungsschutz für die Pflanzen entstehen (VOLKENS 1884, MARLOTH 1887). Demgegenüber fanden TURRELL und BOYCE (1953), daß durch Bestäuben mit Schwefel an *Citrus*früchten Verbrennungserscheinungen auftreten, die strahlungsbedingt sind.

Auch von ökologischer Seite wurde die Frage der Strahlungsreflexion an Blättern untersucht (SEYBOLD 1933, 1936, 1942, 1948; SPOHN 1935; EGLE 1937). OBATON (1941, 1944) fand, daß Hochgebirgspflanzen im Infrarot doppelt so stark reflektieren wie Pflanzen aus der Ebene, und BILLINGS und MORRIS (1951) konnten feststellen, daß die Reflexion der Strahlung proportional mit der Sonneneinstrahlung am Standort zunimmt.

GATES und TANTRAPORN (1952) untersuchten nun auch, wo die Reflexion stattfindet und fanden sie prinzipiell an der äußeren Epidermisoberfläche. Sie stehen mit ihrer Erklärung im Gegensatz zu WILLSTÄTTER und STOLL (1918). Nach deren Theorie dringt das Licht unabgelenkt durch das Palisadenparenchym und wird erst im Schwammparenchym an den Zellwänden zum Teil total reflektiert, und kann so z. T. wieder aus dem Blatt nach oben herausgelangen. Auf diese Weise soll der „Chlorophylleffekt" in der Infrarotphotographie nach MECKE und BALDWIN (1937) zu erklären sein.

Wie ist nun die Reflexion der Strahlung an Blättern zu erklären? Gilt die Theorie von WILLSTÄTTER und STOLL uneingeschränkt, oder ist der Deutungsversuch von OBATON (1944) richtig, der die Theorie der ersteren für den von ihm untersuchten Spektralbereich ablehnt und die Reflexion auf die Struktur der Zellwände zurückführen will; oder besteht zwischen der Tatsache, die schon BONNIER 1895 hervorhebt, daß sich das Chlorophyll mit steigendem Lichtgenuß der Pflanzen anreichert, und der Feststellung von BILLINGS und MORRIS, daß die Reflexion linear mit der Insolation zunimmt, ein Zusammenhang? Oder ist schließlich die Erklärung von GATES und TANTRAPORN allgemein gültig? Hierüber gibt die Literatur bisher keine Auskunft. Die vorliegende Arbeit soll zunächst einmal klären, wieviel von der eingestrahlten Lichtenergie ins Blatt eindringt, und soll dann zur Klärung der oben gestellten Frage beitragen.

Physikalische Grundlagen der Reflexion und der Remission

Nach Pokrowski (1924, 1925a) besteht das diffus reflektierte Licht aus zwei Anteilen:

1. aus dem von der Oberfläche reflektierten Licht (hier im besonderen Reflexionslicht genannt), und
2. aus dem aus dem Innern des Körpers zerstreuten Licht.

Es ist also das diffuse Reflexionsvermögen R_d:

$$R_d = R + R_i \tag{1}$$

R: Reflexion an der Oberfläche, R_i: Zerstreuung aus dem Innern des Körpers (hier des Blattes). R_i kann man als Produkt auffassen:

$$R_i = S \cdot A \tag{2}$$

wobei S die Streuungsfähigkeit des Blattes darstellt, die durch seine Struktur bedingt ist, und A einen von der Absorptionsfähigkeit der Pigmente im Blatt abhängigen Faktor darstellt, der zur Absorption umgekehrt proportional ist.

Aus den Gleichungen (1) und (2) erhält man:

$$R_d = R + S \cdot A \tag{3}$$

R ändert sich insofern mit der Wellenlänge, als sich der Brechungsindex des Cutins gegen Luft mit der Wellenlänge ändert. Inwieweit dies zutrifft, wurde bisher nicht untersucht. Auch S ändert sich mit der Wellenlänge, und zwar nach der Rayleighschen Formel (Kortüm 1948):

$$S = k \frac{1}{\lambda^4} \tag{4}$$

k: Proportionalitätsfaktor, der sich jeweils mit dem Objekt ändert. Die Streuungsfähigkeit ist also bei kurzen Wellenlängen größer als bei langen.

Die Reflexion an der Oberfläche [R in der Gleichung (1)] ist abhängig vom Einfallswinkel. Man kann sie berechnen, wenn der Brechungsindex n bekannt ist.

Bei senkrechtem Lichteinfall (Einfallswinkel 0°) hängt das Verhältnis (nach Pohl 1948)

$$R = \frac{\text{reflektierte Strahlungsleistung}}{\text{einfallende Strahlungsleistung}} = \frac{a_2}{a_1} \tag{5}$$

(a = Ausschlag am Instrument) nur von der Brechzahl n ab. Es gilt die empirisch ermittelte Beziehung:

$$R = \left(\frac{n-1}{n+1}\right)^2 \tag{6}$$

Bei schrägem Lichteinfall ist das Reflexionsvermögen R nicht nur von der Brechzahl n des Materials (hier des Cutins) abhängig, sondern auch noch vom Einfallswinkel φ und vom Azimut χ (= Winkel zwischen der Schwingungsebene des Lichtes und seiner Einfallsebene).

Der Einfallswinkel φ und der Brechungswinkel χ stehen nach dem Snelliusschen Brechungsgesetz in folgender Beziehung zueinander (Abb. 1):

$$\frac{\sin\varphi}{\sin\chi} = \frac{n_B}{n_A} = \text{const} \tag{7}$$

(n_A: Brechzahl des Mediums A, n_B: Brechzahl des Mediums B.)

Bei schrägem Lichteinfall gibt es einen Winkel, bei dem parallel zur Einfallsebene schwingendes Licht überhaupt nicht reflektiert wird, d. h. das reflektierte Licht ist linear polarisiert (Brewstersches Gesetz). Für diesen Polarisationswinkel φ_P gilt:

$$\begin{aligned}\sin\varphi_P &= n \cdot \sin\chi = n \cdot \sin(90^0 - \varphi_P)\\ &= n \cdot \cos\varphi_P.\end{aligned}$$

Es ist dann

$$n = \operatorname{tg} \varphi_P. \tag{8}$$

Bei jedem anderen Einfallswinkel ist das reflektierte Licht nur zum Teil polarisiert, d. h. die zwei Lichtkomponenten (elektrischer und magnetischer Vektor) werden ungleich reflektiert. FRESNEL hat dies mit den Formeln ausgedrückt (POHL 1948):

$$\frac{\mathfrak{E}_r^{\perp}}{\mathfrak{E}_e^{\perp}} = -\frac{\sin(\varphi-\chi)}{\sin(\varphi+\chi)}, \tag{9}$$

$$\frac{\mathfrak{E}_r^{\parallel}}{\mathfrak{E}_e^{\parallel}} = +\frac{n\cdot\cos\varphi-\cos\chi}{n\cdot\cos\varphi+\cos\chi} = \frac{\operatorname{tg}(\varphi-\chi)}{\operatorname{tg}(\varphi+\chi)}. \tag{10}$$

($\mathfrak{E}_e$ = Amplitude des einfallenden, $\mathfrak{E}_r$ = des reflektierten Lichtes, $^{\perp}$ = Schwingungsebene senkrecht, $^{\parallel}$ = parallel zur Einfallsebene).

Laut Definition (POHL, S. 17 und 127) ist die Strahlungsleistung, oder der Ausschlag des Strahlungsmessers proportional dem Quadrat der Amplitude. Man erhält also aus (9) und (10):

$$R^{\perp} = \left(\frac{\sin(\varphi-\chi)}{\sin(\varphi+\chi)}\right)^2, \tag{9a}$$

$$R^{\parallel} = \left(\frac{\operatorname{tg}(\varphi-\chi)}{\operatorname{tg}(\varphi+\chi)}\right)^2. \tag{10a}$$

Bei einfallendem natürlichem Licht wird dann:

$$R = {}^1/_2\,(R^{\perp} + R^{\parallel}), \tag{11}$$

Nach dem Erhaltungssatz der Energie gilt bei der Reflexion:

$$L_e = L_r + L_d \tag{12}$$

einfallende = reflektierte + durchgelassene Strahlung.

Man kann also aus dem reflektierten Licht das durchgelassene Licht errechnen, denn es besteht die einfache Beziehung:

$$D = 1 - R. \tag{13}$$

Man kann aber auch das durchgelassene Licht berechnen nach den Fresnelschen Formeln, dem Energiesatz und dem Cosinussatz.

Diese Ausführungen gelten nur für *eine* Grenzfläche eines schwach absorbierenden Mediums. Bei mehreren Grenzflächen reflektiert jede Fläche gemäß den obigen Gleichungen (9a) und (10a) unter Berücksichtigung der Gleichung (7).

Wie in Abb. 1 dargestellt ist, wird an den folgenden Grenzflächen immer ein Teil des Lichtes reflektiert. Dieser reflektierte Lichtanteil wird wiederum an den durchlaufenen Grenzflächen reflektiert, so daß der Anteil des nach außen reflektierten Lichtes sehr klein ist (besonders bei kleinen Differenzen in der Brechzahl).

Durchläuft das Lichtbündel eine Grenzfläche von einem dichteren zu einem dünneren Medium, d. h. ist $\frac{n_B}{n_A} < 1$, so dringt von einem bestimmten Grenzwinkel φ_T an kein Licht durch die Grenzfläche, das Licht wird total reflektiert. Dieser Grenzwinkel ist abhängig von der Brechzahl zwischen den beiden Stoffen. Es ist hier der Winkel χ (Abb. 1) 90^0. Es besteht also die Beziehung:

$$\sin\varphi = n. \tag{14}$$

Ist jedoch die optisch dünnere Schicht kleiner als eine Wellenlänge λ, so tritt keine vollständige Totalreflexion ein. Ist die Dicke dieser Schichten nur $\lambda/4$, so wird die Reflexion sogar mehr oder weniger ganz unterbunden (Entspiegelung), eine Möglichkeit, die man bei pflanzlichen Objekten durchaus in Betracht ziehen muß.

Die Ableitung aller dieser Gleichungen, und alle Reflexionsberechnungen gelten aber nur für ideale Reflexionsflächen an schwach absorbierenden Körpern. Ideale Reflexionsflächen stellen ganz frische Flüssigkeitsoberflächen dar. Die Oberfläche eines Pflanzenorgans erfüllt diese Bedingungen niemals. Die tatsächlichen Reflexionswerte an Pflanzen sind daher noch kleiner als die errechneten. Beim Blatt wird die Reflexion an der Oberfläche eine diffuse.

An jeder Erhebung auf der Blattoberfläche wird das Licht in einer anderen Richtung reflektiert. Bei schrägem Lichteinfall kann durch Unebenheiten sowie Cuticularleisten und Papillen die lokale Reflexion noch vermindert werden: der Einfallswinkel an der Cuticula wird dann immer klein sein, wodurch die Reflexion sehr niedrig bleibt. Damit kann die reflexionsvermindernde Wirkung der Cuticularleisten auf der Cuticula vieler Pflanzen gedeutet werden. Ebenso wirken auch die Papillen bei samtartigen Oberflächen, die nur unter einem Winkel reflektieren (Stahl 1896, Knoll 1938). Dabei reflektieren die Spitzen der Papillen praktisch nicht.

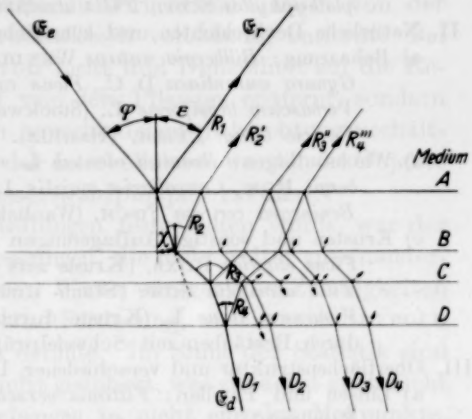


Abb. 1. Reflexion und Brechung eines Lichtstrahles an einem geschichteten Medium. Einzelheiten s. Text

Weiterhin ist noch zu bedenken, daß bei genügend großen Einfallswinkeln matte Oberflächen als Ganzes spiegelartig wirken können: die obersten Gipfel der Unebenheiten stellen nämlich ein Punktgitter mit statistisch verteilter Gitterkonstante dar. Die nullte Ordnung der gebrochenen Strahlen hat, entsprechend den Reflexionsgesetzen, für alle Teilgitter die gleiche Richtung. Je flacher der Lichteinfall, um so stärker fallen die höheren Ordnungen aus, da die Gitterkonstanten durch die perspektivische Verkürzung immer kleiner werden. Dadurch wird die ganze, von der Gitterbeugung hervorgerufene Strahlungsleistung in der nullten Ordnung vereinigt, was den gleichen Effekt wie Spiegelung darstellt (Pohl 1948).

Material und Methode

Die Remission wurde an Blättern und anderen assimilierenden Pflanzenorganen (Phyllocladien, Platycladien, Fruchtoberfläche und Thalli) untersucht und die Strahlungsabsorption in Chlorophyll-, Carotinoid- und Anthocyanlösungen und Wasser ermittelt. Die Pflanzen stammten z. T. aus dem Gewächshaus des Instituts für landw. Botanik, Bonn und z. T. aus der Umgebung von Bonn. *Ulva lactuca* wurde am Strand von Wilhelmshaven gesammelt.

Die einzelnen Untersuchungen wurden an den folgenden Pflanzen durchgeführt, wobei immer besondere Gesichtspunkte für die Auswahl mitsprachen.

I. Innere Verschiedenheiten im Blatt.

a) Farbstoffe: *Sparmannia africana* L. (Äthylchlorophyllid).
Sambucus nigra L. (ätherische Rohchlorophyll- und Einzelfarbstoff-Lösungen).

Hedera helix L., *f. angularis alba hort.* (Panaschierung).
Corylus avellana L., *Hedera helix* L., *Quercus pedunculata* EHRH. (Anthocyan).

b) Wassergehalt der Blätter: α) Wasserspeichergewebe: *Sedum weinbergii* RGR., *Begonia hydrocotylifolia*, *Peperomia arifolia* MIG. *var. argyraea hort.*
β) Wechselnder Wassergehalt (Welken): *Tilia ulmifolia* SCOP., *Tilia platyphyllos* SCOP., *Peperomia arifolia* MIG. *var. argyraea hort.*, *Polystichum falcatum* DICK. *f. fortunei* BAK.

c) Alter der Blätter: *Aucuba japonica* THUNB., *Betula verrucosa* EHRH., *Corylus avellana* L., *Fagus silvatica* L., *Quercus pedunculata* EHRH., *Tilia plathyphyllos* SCOP., *Tilia ulmifolia* SCOP.

II. Natürliche Deckschichten und künstliche Auflagerungen der Cuticula.

a) Behaarung: *Billbergia nutans* WENDL. (Schildhaare).
Gynura aurantiaca D. C., *Ficus carica* L. (einfache Haare).
Verbascum tapsiforme L. (Stockwerkhaare).
Senecio Grayi PURSH. (Haarfilz).

b) Wachsauflagen: *Brassica oleracea* L. *var. capitata* L. *f. alba*, *Sedum weinbergii* RGR., *Convallaria majalis* L. (Wachs-„Reif").
Benincasa cerifera FISCH. (Wachskruste).

c) Krusten und sonstige Auflagerungen von Fremdstoffen:
Ficus elastica ROXB. (Kruste aus Kalk).
Tilia ulmifolia SCOP. (Staub- und Ruß-Schicht).
Viburnum tinus L. (Kruste durch Kupferkalkbrühe, Staubschichten durch Bestäuben mit Schwefelpräparaten).

III. Oberflächenstruktur und verschiedener Lichteinfall. Polarisiertes Licht.

a) Linsen und Papillen: *Fittonia verschaffeltii* COEM. (mit „Linsen" und Papillen).
Fittonia verschaffeltii COEM. *f. Pearcei hort.* (glatte Epidermis).

b) Verschiedene Lichteinfallsrichtung: *Aucuba japonica* THUNB., *Ficus elastica* ROXB., *Ficus carica* L., *Phyllanthus spec.*, *Syringa vulgaris* L., *Convallaria majalis* L., *Majanthemum bifolium* SCHMIDT., *Pseudosasa japonica* MAK., *Ruscus hypoglossum* L., *Saccharum officinarum* L.

c) Verschiedene Lichteinfallswinkel: *Fagus silvatica* L., *Ficus elastica* ROXB., *Ficus carica* L., *Hedera helix* L., *Phyllanthus spec.*, *Sedum weinbergii* RGR., *Senecio grayi* PURSH., *Siningia spec.*, *Syringa vulgaris* L., *Convallaria majalis* L., *Majanthemum bifolium* SCHMIDT, *Ruscus hypoglossum* L., *Saccharum officinarum* L.

d) Polarisiertes Licht: *Aucuba japonica* THUNB., *Betula verrucosa* EHRH., *Hedera helix* L., *Sedum weinbergii* RGR., *Convallaria majalis* L., *Majanthemum bifolium* SCHMIDT, *Pseudosasa japonica* MAK., *Saccharum officinarum* L.

IV. Verschiedene Remissionsflächen:

a) Ober- und Unterseiten der untersuchten Organe: *Fagus silvatica* L., *Hedera helix* L., *H. helix* L. *f. angularis alba hort.*, *Impatiens spec.*, *Phyllanthus spec.*, *Peperomia arifolia* MIG. *var. argyraea hort.*, *Quercus pedunculata* EHRH., *Senecio grayi* PURSH., *Syringa vulgaris* L., *Tilia platyphyllos* SCOP., *T. ulmifolia* SCOP., *Convallaria majalis* L., *Majanthemum bifolium* SCHMIDT, *Pseudosasa japonica* MAK., *Ruscus hypoglossum* L., *Saccharum officinarum* L.

b) Platycladien und Phyllocladien: *Phyllanthus spec.*, *Ruscus hypoglossum* L.

c) Thalli: *Lunularia cruciata* (L.) DUM., *Marchantia polymorpha* L., *Ulva lactuca* (L.) LE JOL.

V. Experimentelle Veränderungen im Blatt:
a) Infiltration der Intercellularen: *Fagus silvatica* L. (mit Wasser).
Syringa vulgaris L., *Phyllanthus spec.* (mit Benzol).
Impatiens spec. (mit Paraffinöl).
b) Chloroplastenbewegung durch Wechsel von Licht und Dunkelheit:
Fagus silvatica L. (Keimblätter), *Begonia albopicta*, *B. hydrocotylifolia*, *B. rizinifolia* A. DIETR., *Aspidistra elatior* BL.

Die Blätter, Platycladien, Phyllocladien und Thalli wurden frisch untersucht. Bis dahin verblieben sie in einem Raum mit diffusem Tageslicht, ebenso die Blätter, deren Remissionsverhalten beim Welken untersucht wurde. Bei *Benincasa* wurde die Fruchtwand frisch von der Frucht abgeschnitten und das Fruchtfleisch vollständig entfernt. Bei der Untersuchung des Einflusses von Licht und Dunkelheit auf die Remission wurden die Blätter nicht von den Pflanzen entfernt, sondern die ganzen Pflanzen wurden den verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt. Zur Infiltration der Intercellularen wurden die Objekte in den betr. Medien mit der Wasserstrahlpumpe evakuiert.

Jeder Meßpunkt, der in Darstellungen festgehalten wurde, war der arithmetische Mittelwert aus 4 Messungen, die nicht weiter auseinanderliegen als 5%. Dadurch sind deren Werte weniger von Zufälligkeiten des einzelnen Objektes abhängig, eine Forderung, wie sie auch SEYBOLD (1933) bei seinen Untersuchungen erfüllte. Im Sinne der Statistik sind damit die Meßpunkte aber noch nicht gesichert, was zunächst auch nicht erforderlich erscheint, denn es gelangen ja nicht einzelne Meßpunkte, sondern Scharen davon in Gestalt von Kurven zur Betrachtung, was in der Wirkung einer Ausgleichsrechnung entspricht.

Alle Untersuchungen wurden am Zeiss-Spektralphotometer mit Monochromator M 4 bzw. M 4 Q durchgeführt. Für die Remissionsmessungen wurden die Remissionsansätze I und Ia der gleichen Firma (Carl Zeiss, Oberkochen, Württemberg) verwendet. Die Absorptionsmessungen wurden mittels Probenwechsler vorgenommen.

Bei den verwendeten Zeiss-Spektralphotometern wird das von der Glühlampe kommende Lichtbündel im Monochromator spektral zerlegt. Das monochromatische Licht geht durch die Proben bzw. wird auf die Remissionsflächen gelenkt, und das durchgelassene bzw. remittierte Licht wird mit einem Sekundärelektronenvervielfacher gemessen. Die spektrale Reinheit des Meßlichtes, die effektive Bandbreite (definitionsgemäß die in Wellenlängen ausgedrückte Halbwertsbreite der spektralen Durchlässigkeitskurve des Monochromators), betrug im Spektralbereich von 365 bis 1000 mμ beim Probenwechsler unter 2 mμ, beim Remissionsansatz I unter 8 mμ, und beim Remissionsansatz Ia wurde sie über 950 mμ größer als 10 mμ. Die verwendeten Sekundär-Elektronenvervielfacher sind ausreichend empfindlich für den Wellenlängenbereich von 200—1100 mμ. Das Gerät arbeitet nach der Ausschlagsmethode.

Beim Remissionsansatz I fällt das Licht unter einem Einfallswinkel von 45° auf die Probenfläche. Gemessen wird das senkrecht zur Fläche remittierte Licht (Remission nach DIN 5033). Beim Remissionsansatz

Ia wird das remittierte Licht in einer Ulbrichtschen Kugel gemessen (Reflexion nach DIN 5033). Das spiegelnd reflektierte Licht (Einfallswinkel 0^0) wird hierbei nicht gemessen. Beide Remissionsansätze wurden gegen frisch aufgeräuchertes Magnesiumoxyd geeicht.

Zur Eichung wurde eine Aluminiumschale über brennenden Magnesiumspänen mit MgO bedampft, bis die Fläche gleichmäßig und ohne Wolkenbildung bedampft war. Diese MgO-Schicht war ungefähr 0,5 mm dick. Die Eichung wurde mehrere Male mit frisch aufgedampftem MgO wiederholt.

Frisch aufgedampftes Magnesiumoxyd gilt in der Farbmeßtechnik als praktische Verwirklichung des idealen mattweißen Körpers. Der spektrale Remissionsgrad von MgO ist annähernd unabhängig von der Wellenlänge (BENFORD, LLOYD und SCHWARZ 1948a und b, MIDDLETON und SANDERS 1951). MIDDLETON und SANDERS fanden einen Remissionskoeffizienten für MgO von 0,96—0,98 im Wellenlängenbereich von 240—850 mμ. Als Eichnormal ist daher MgO gut geeignet.

Absorptionsmessungen an Blättern konnten mit diesen Geräten nicht durchgeführt werden. SEYBOLD (1933) stellte durch photographische Methoden — wie zu erwarten — fest, daß Licht nach Durchgang durch das Blatt stark diffus ist. Man kann daher mit dem Probenwechsler nur einen geringen Teil des transmittierten Lichtes messen. Meine Versuche, die Ulbrichtsche Kugel des Remissionsansatzes Ia für Transmissionsmessungen zu verwenden, brachten keine befriedigenden Ergebnisse. Um auf diesem Wege zum Ziele zu gelangen, müßte eine Kugel in anderer Anordnung verwendet oder die vorhandene umgebaut werden.

Um Störlicht zu vermeiden, wurde das Spektralphotometer in einem Dunkelzimmer aufgestellt, die Messungen also bei Dunkelheit durchgeführt. Die Temperatur des Dunkelzimmers wurde während der Zeit der Messungen durch ein Klimagerät konstant auf $20^0 \pm 1^0$ C gehalten, was für exaktes Arbeiten sehr vorteilhaft ist.

Alle Angaben in Prozenten sind bezogen auf das Einfallslicht.

Besprechung der Untersuchungsergebnisse

I. Innere Verschiedenheiten im Blatt

a) Farbstoffe. Die ersten einführenden Messungen haben gezeigt (es können von den vielen Messungen nur die charakteristischen besprochen werden), daß die Remission an Blättern im sichtbaren Spektralbereich von der Absorption der Blattfarbstoffe stark beeinflußt wird. Es wurde die Absorption einer Rohchlorophyll-Lösung aus Blättern von *Sambucus nigra* L. in Äther gemessen. Diese Lösung absorbierte von 365—475 mμ nahezu 100% des Meßlichtes. Die Absorption fällt dann auf ein Minimum von 42% bei 520 mμ. Nach einer Absorptionsbande bei 535 mμ (52% Absorption) folgt das 2. Absorptionsminimum bei 550 mμ mit 41%.

Nach den Absorptionsbanden bei 580 und 615 mμ erreicht die Absorption bei 665 mμ das Hauptmaximum mit 100%. Sie nimmt dann mit zunehmender Wellenlänge schnell ab und beträgt bei 700 mμ 5,5% und über 750 mμ unter 1%.

Aus dieser Rohchlorophyll-Lösung wurden die Einzelfarbstoffe durch Adsorptionschromatographie an Zucker (nach SPOHN 1935b) getrennt. Die einzelnen Farbstoffe wurden mit Äther eluiert und die Absorptionskurven der ätherischen Lösungen aufgenommen. Die Konzentrationsverhältnisse entsprechen denen im Blatt. Man erkennt an den Kurven sehr deutlich die einzelnen Absorptionsbanden (Chlorophyll a: 495, 535, 580, 615 und 665 mμ; Chlorophyll b: 545, 600 und 645 mμ; Carotin: 450 und 480 mμ; Xanthophyll: 390—480 mμ).

Wie groß die Beeinflussung der Remission durch die Blattfarbstoffe ist, kann man annähernd an panaschierten Blättern erkennen. Es wurde daher die Remission an Blättern von *Hedera helix* L. *f. angularis alba hort.* gemessen. Die Oberseite des grünen Teiles der panaschierten Blätter remittiert bei 500 mμ weniger als 8%. Bei 550 mμ liegt, entsprechend dem Absorptionsminimum der Blattfarbstoffe bei dieser Wellenlänge, ein Remissionsmaximum mit 16,3%. Nach diesem Maximum nimmt die Remission bis 675 mμ ab und erreicht hier ein Minimum mit 7%. Danach steigt die Remission bis über 50% an (über 720 mμ). Die Remission verläuft also mehr oder weniger spiegelbildlich zur Absorptionskurve der Blattfarbstoffe. Beim farblosen Teil der panaschierten Blätter steigt die Remission schon ab 380 mμ an. Im Bereich von 460—500 mμ wird der Anstieg der Kurve geringer, nimmt aber dann bis 540 mμ wieder zu. Ab 550 mμ verläuft die Kurve nahezu abszissenparallel, mit einer schwachen Andeutung der Hauptabsorption des Chlorophylls bei 680 mμ. Im Infrarot ist die Remission so hoch wie die des grünen Teiles. Diese Unterschiede sind sowohl an der Blattober- als auch an der -unterseite ersichtlich (Abb. 2a u. b).

Die Remission wird auch durch den Gehalt an Anthocyanen verändert. Dies konnte leicht untersucht werden an Blättern einer Blutvarietät von *Corylus avellana* L. Da der Strauch *einen* Ast mit grünen Blättern hatte, war es möglich, anthocyanhaltige mit anthocyanfreien Blättern unmittelbar zu vergleichen. Die Messungen an *grünen* Blättern ergaben ein Maximum bei 540 mμ, eine Remissionsverminderung dagegen an anthocyanhaltigen Blättern. Bedingt wird letztere durch das Absorptionsmaximum des Anthocyans im Sichtbaren bei 540 mμ. Setzt man die Absorption eines wäßrigen Anthocyan-Auszuges in dem Bereich von 365—400 mμ = 100%, so erreicht sie nach einem Minimum bei 470 mμ mit 66,7% ein Maximum bei 540 mμ mit 82%. Sie nimmt dann bis 700 mμ gleichmäßig ab bis 12,5%. Über 700 mμ ist die Absorptionsabnahme kleiner, so daß bei 1100 mμ die Absorption noch 2,8% beträgt.

b) Wassergehalt der Blätter. Als zweiter innerer Faktor, der die Remission beeinflußt, wurde der Wassergehalt der Blätter untersucht. Die Remission der Blätter von *Sedum weinbergii* REGR. (vgl. hierzu Abb. 6) und von *Begonia hydrocotylifolia* zeigen ganz deutlich Minima bei 970 mμ. Diese Minima sind leicht zu erklären durch die Absorption des Wassers in diesem Wellenlängenbereich (s. Abb. 9). Auch bei anderen wasserspeichernden Blättern kann man den Einfluß der Absorption des Wassers auf die Remission feststellen, so z. B. bei *Peperomia arifolia*

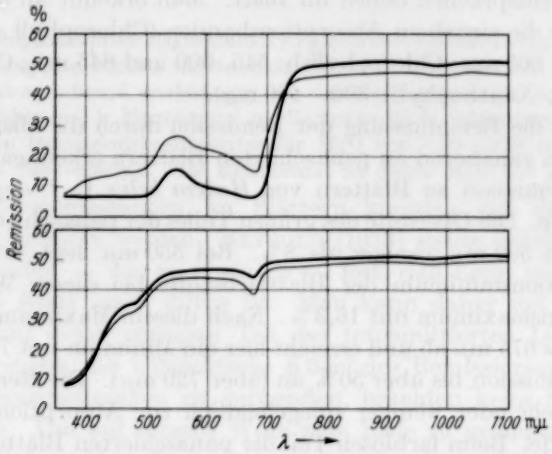


Abb. 2a u. b. Remission der Blätter von *Hedera helix* L. *f. angularis alba hort.* beim Lichteinfallswinkel 0°. a grüne Teile der panaschierten Blätter. —— Oberseite, —— Unterseite. b Farblose Teile der Blätter. —— Oberseite, —— Unterseite

MIG. *var. argyraea hort.* Im Querschnitt erkennt man an der Blattoberseite ein Wasserspeichergewebe mit einer Dicke von rund 390 μ, darunter liegt das Assimilationsgewebe (Palisadenparenchym 30 μ, Schwammparenchym 310 μ). Die Remission an der Oberseite steigt von 365 bis 450 mμ von 4,3 auf 8,5%, bleibt gleich hoch bis 475 mμ und erreicht bei 550 mμ ein Maximum mit 14,4%. Sie nimmt dann ab bis zu einem Minimum mit 8% bei 675 mμ. Darauf folgt ein Remissionsanstieg auf 60% bei 765 mμ. Bis 920 mμ beträgt die Remission 60—61%. Sie nimmt nun wieder ab bis zu einem Minimum mit 52,2% bei 970 mμ. Die Kurve erreicht schließlich bei 1070 mμ nochmals ein Maximum mit 60% und fällt dann auf 58,5% bei 1100 mμ. Die Remission der Blattunterseite ist im gesamten gemessenen Spektralbereich höher als die der Blattoberseite (bei 365 mμ um 1,5%, 500 mμ 11%, 550 mμ 22,5%, 675 mμ 9%, 765 mμ 6%, 1100 mμ 6,1%). Durch langsames Austrocknen an der Luft (Welken) verändert sich die Remission vor allem im Infraroten, besonders an der Blattoberseite. Die Änderungen im sichtbaren Spektralbereich sind gering (1% bei 550 mμ). Im Infrarot aber wird die

Remission an der Blattoberseite in den ersten 7 Tagen größer (3,5% bei 800 mμ, 6% bei 1100 mμ) und nimmt mit dem Absterben des Blattes ab (nach 12 Tagen: 3% niedriger bei 800 mμ, 1,5% höher bei 1100 mμ). Im Wellenlängenbereich der Absorption des Wassers bei 970 mμ glättet sich die Kurve dabei langsam. Nach 12 Tagen ist der Einfluß der Wasserabsorptionsbande nur noch gering. An der Blattunterseite ist die Remission im Infraroten schon nach 7 Tagen niedriger und nach 12 Tagen über den gesamten Wellenlängenbereich stark herabgesetzt (Abb. 3).

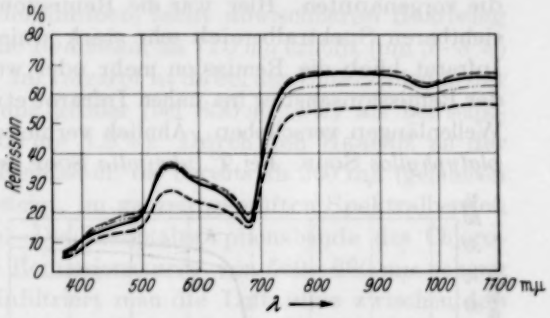


Abb. 3. Remission der Blattunterseite von *Peperomia arifolia* Mig. *var. argyraea hort.* beim Lichteinfallswinkel 45°. —— In frischem Zustand, ---- nach 3tägigem Welken, —·—·— nach 7tägigem Welken, ---- nach 12tägigem Welken

Bei gewöhnlichen Blättern erhält man andere Ergebnisse. Bei *Tilia platyphyllos* Scop. z. B. wurden die Blätter in frischem Zustand (Wassergehalt 65,5% des Frischgew.), lufttrocken (Wassergehalt 3,26%), vollständig trocken (Wassergehalt 0%) und deren gepulverte Trockenmasse (Schichtdicke 0,5 mm) untersucht (Abb. 4). Hier wurde ein Anstieg der Remission parallel zur Austrocknung gefunden. Nur wird der Anstieg der Remissionskurven im Bereich von 700—900 mμ immer kleiner, wodurch der Knick in der Kurve bei 750 mμ ausgeglichen wird. Die Remissionskurve für die zerriebene Trockenmasse ist sehr hoch, läßt aber noch deutlich die Absorptionsbanden der Blattfarbstoffe erkennen.

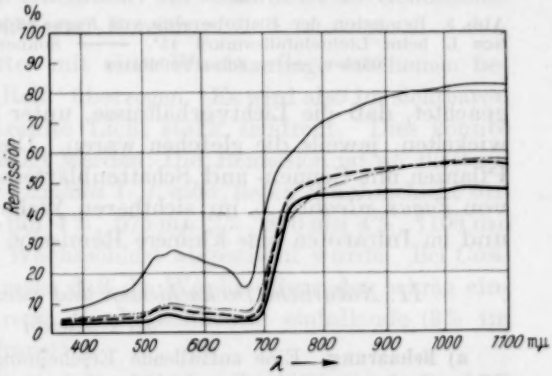


Abb. 4. Remission der Blattoberseite von *Tilia platyphyllos* Scop. beim Lichteinfallswinkel 45°. —— In frischem Zustand, ---- lufttrocken, —·—·— bei 110° C getrocknet, —— Remission der gepulverten Trockenmasse

c) Alter der Blätter. Einen dritten inneren, die Remission verändernden Faktor stellt das Alter der Blätter dar. Die Untersuchungen verschieden alter Blätter von *Quercus pedunculata* Ehrh. ergaben, daß die Remission mit dem Alter im sichtbaren Wellenlängenbereich niedriger (nach 9 Wochen durchschnittlich 6% Differenz bei 550 mμ), im Infrarot

dagegen höher wurde (bei 900 mμ 2,5%). Dabei wurden Blätter untersucht, die 1. frisch entfaltet waren, 2. 8—9 Wochen und 3. 16—17 Wochen alt waren.

Die Blätter von *Fagus silvatica* L. verhielten sich etwas anders als die vorgenannten. Hier war die Remission 9 Wochen alter Blätter im sichtbaren Spektralbereich sehr stark erniedrigt (16% bei 550 mμ), im Infrarot blieb die Remission mehr oder weniger konstant. Dabei war der Remissionsanstieg im nahen Infrarot etwa 15—20 mμ nach längeren Wellenlängen verschoben. Ähnlich verhielten sich die Blätter von *Tilia platyphyllos* SCOP. Bei *T. ulmifolia* SCOP. wurde die Remission mit dem Alter der Blätter größer (bei 550 mμ 1%, 675 mμ 3%, 1100 mμ 6% im Vergleich von 16 Wochen alter zu jungen Blättern).

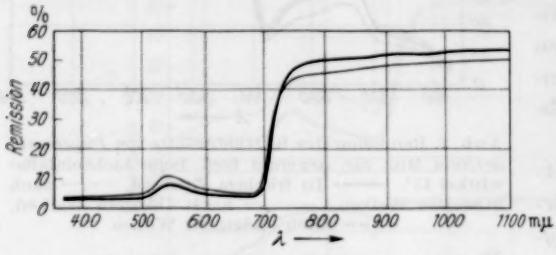


Abb. 5. Remission der Blattoberseite von *Fagus silvatica* L. beim Lichteinfallswinkel 45°. —— Sonnenblätter, —— Schattenblätter

Die zu diesen Untersuchungen verwendeten Blätter wurden jeweils von denselben Bäumen bzw. Sträuchern genommen. Auch wurde darauf geachtet, daß die Lichtverhältnisse, unter denen sich die Blätter entwickelten, jeweils die gleichen waren. Dies ist besonders wichtig bei Pflanzen mit Sonnen- und Schattenblättern. So zeigen Schattenblätter von *Fagus silvatica* L. im sichtbaren Wellenlängenbereich eine größere und im Infraroten eine kleinere Remission als Sonnenblätter (Abb. 5).

II. Natürliche Deckschichten und künstliche Auflagerungen der Cuticula

a) Behaarung. Eine auffallende Erscheinung ist, daß die Behaarung der Pflanzen oft mit steigendem Lichtgenuß zunimmt, vor allem an Hochgebirgspflanzen. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich hierbei um einen Strahlungsschutz handelt. Um zu klären, wie sich die einzelnen Haartypen auf die Remission auswirken, wurden verschieden behaarte Blätter einmal mit Haaren und dann nach Entfernung derselben untersucht (vgl. dazu die Baumertschen Versuche).

Die Schildhaare, wie sie bei *Billbergia nutans* WENDL. die Hochblätter bedecken, wirken im ganzen Spektralbereich als Strahlungsschutz. Die Remission der Hochblätter nahm durch Entfernen der Haare bei 550 mμ um 6%, bei 800—1100 mμ um 11% ab. Der Schutz der Schildhaare ist also vor allem im Infrarot wirksam. Bei *Gynura aurantiaca* D. C. wird die Remission nur im Infrarot durch die Behaarung erhöht (bei 800 mμ um 7,2%, bei 1100 mμ um 5%). Bei *Verbascum tapsiforme* L. verändert sich die Remission der Blätter durch Entfernen der Stockwerkshaare fast nur im Wellenlängenbereich bis 700 mμ, und zwar wird

sie im Spektralbereich von 365—400 mμ höher (bis um 1,5%), und von 400—700 mμ niedriger (550 mμ 4%, 675 mμ 5%).

An den Blättern von *Senecio grayi* PURSH. konnte die Wirkung eines dünnen Haarbelages und die eines dichten Haarfilzes auf die Remission untersucht werden. Durch den dünnen, leicht abwischbaren Haarbelag auf der Blattoberseite wird die Remission bis 710 mμ erhöht (um 5—8%) und über 710 mμ erniedrigt. Im Infrarot ist dabei der Unterschied in der Remission bei 45°-Beleuchtung größer (bei 850 mμ 4%) als bei senkrechtem Lichteinfall (bei 850 mμ 1,5%). Durch den Haarfilz an der Blattunterseite ist hier die Remission, die bereits ab 360 mμ (gemessen von 350—1100 mμ) steil ansteigt, im ganzen geprüften Spektralbereich höher als die der Oberseite. Die Hauptabsorptionsbande des Chlorophylls bewirkt nur, daß die Remissionskurve von 560—680 mμ nahezu abszissenparallel verläuft. Infiltriert man die Lufträume zwischen den Haaren mit Wasser, so erscheint das Blatt auch von der Unterseite grün. Dies erkennt man auch an der Remissionskurve. Die Remission wurde dabei bis um 30% kleiner, und es ist ein deutliches Maximum bei 550 mμ und ein Minimum bei 675 mμ erkennbar. Im Infrarot ist die Remissionsabnahme kleiner als im sichtbaren Bereich.

b) Wachsauflagen. Blätter mit einer Wachsauflage erscheinen bekanntlich, als seien sie mit „Reif" überzogen. Es wird also im sichtbaren Spektralbereich das eingestrahlte Licht stark zerstreut. Dies konnte auch durch Messungen bestätigt werden: Die Remission ist an Blättern von *Brassica oleracea* L. *var. capitata* L. *f. alba*, deren Wachsschicht unversehrt ist, größer (bei 550 mμ 4%, 675 mμ 2%, 800 mμ 4%, 1100 mμ 3%) als an Blättern, deren Wachsschicht abgewischt wurde. Bei *Convallaria majalis* L. erkennt man, daß die Wachsauflage das schräg einfallende Licht stärker zerstreut, als das senkrecht einfallende (3% im Sichtbaren und 2% im Infrarot).

Sehr deutlich tritt die Remissionserhöhung durch Wachs in Erscheinung bei den Früchten von *Benincasa cerifera* FISCH. Die Wachsauflage besteht hier aus Stäbchen von ungefähr 25 μ Höhe und 2,5 μ Dicke. Im sichtbaren Spektralbereich beträgt die zerstreuende Wirkung des Wachses 26% bei 550 mμ und 30% bei 675 mμ. Im Infrarot ist die zerstreuende Wirkung kleiner (bei 800 mμ 18%, bei 1100 mμ 15%).

Die Remission der Fruchtwand mit Wachsauflage steigt von 365—400 mμ von 20% auf 30%. Dies deutet auf eine starke Absorption des Wachses im Wellenlängenbereich von 365—400 mμ hin. Es wurde daher das Wachs von einer Fläche von 18 × 26 mm vollständig abgetrennt und in 2 cm³ eines Gemisches aus 2 Tl. Benzol und 3 Tl. Äthylalkohol gelöst. Diese Lösung wurde noch soweit mit dem Lösungsmittelgemisch verdünnt, daß sie die Frontfläche der Küvette (Breite 18 mm) 26 mm hoch bedeckte (Schichtdicke 1 cm). Die Absorption der Lösung, die im Wellenlängenbereich von 270—1000 mμ gemessen wurde, ist also gleich der Absorption der Wachsauflage in natürlichen Verhältnissen. Das *Benincasa*-Wachs

besitzt eine starke Absorptionsbande bei 325 mμ mit 17,5%, die sich bis 400 mμ in der Absorption auswirkt. Für die Frucht bedeutet daher die Wachsauflage eine starke Abschirmung vor Strahlungseinwirkung besonders im ultravioletten Bereich, während sie im Infrarot wie eine Kruste wirkt. Dies wird in der Diskussion ausführlicher behandelt.

Bei *Sedum weinbergii* RGR. wird durch die Wachsschicht das Licht mit kürzeren Wellenlängen stärker zerstreut als im langwelligen Bereich (Abb. 6), d. h. der Unterschied in der Remission der Blätter mit und ohne Wachsschicht wird mit zunehmender Wellenlänge kleiner. Bei 490 mμ erkennt man eine schwache Absorptionsbande des Wachses. An diesem Objekt läßt sich auch die Epidermis der Blätter leicht isolieren. Es wurde daher die Remission an der isolierten Epidermis von 4 Blättern untersucht. Auch hier erkennt man beim Vergleich der Remission an der Epidermis mit und ohne Wachsauflage, daß die zerstreuende Wirkung des Wachses mit zunehmender Wellenlänge abnimmt (bei 400 mμ 12%, 700 mμ 5,4%, 1100 mμ 2,5%).

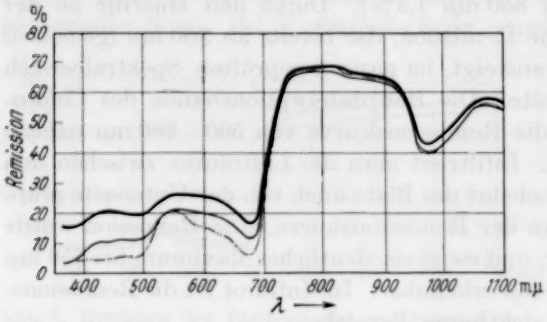


Abb. 6. Remission der Blattoberseite von *Sedum Weinbergii* RGR. beim Lichteinfallswinkel 45°. ——— mit Wachsschicht, ——— ohne Wachsschicht, ·—·—·— ohne Epidermis

Die Remission der wachsfreien Epidermis ist über den gesamten gemessenen Wellenlängenbereich fast gleich hoch. Die Remission des Blattes ohne Epidermis ergibt im sichtbaren Bereich eine andere Kurve als die des Blattes mit Epidermis (Abb. 6). Die Kurve verläuft bis 480 mμ mit nur geringer Steigung, erreicht bei 550 mμ die Remissionskurve des Blattes ohne Wachs (Maximum), fällt aber bis 675 mμ stärker ab als diese und ist dann ab 700 mμ ungefähr gleich mit der Remissionskurve des Blattes ohne Wachs. Durch die Epidermis wird also der Lichtgenuß des Assimilationsgewebes gerade in dem assimilatorisch wirksamsten Bereich abgeschwächt, während sie eine Erwärmung durch die infraroten Strahlen nicht vermindert.

c) Krusten und sonstige Auflagerungen von Fremdstoffen. Bei den Blättern von *Tilia ulmifolia* SCOP. wurde festgestellt, daß eine Ruß- und Staubschicht die Remission der Blätter vor allem im Infrarot erheblich beeinflußt. Diese Blätter stammten von einem Baum, der in der Stadt an einer Verkehrsstraße steht, und daher mit einer starken Ruß- und Staubschicht bedeckt waren. Diese Schicht verminderte die Remission im UV und sichtbaren Spektralbereich nur wenig (365—500 mμ 1,5%,

550 mμ 5,5%, 675 mμ 1,5%), im Infrarot dagegen sehr stark, und zwar bei 45°-Beleuchtung stärker als bei 0°-Beleuchtung (750—1100 mμ: 45°-Beleuchtung: 32—35,5%, 0°-Beleuchtung 28—29%).

Wenn auf Blättern, etwa durch Spritzen mit kalkhaltigem Wasser, Kalkkrusten entstehen (z. B. *Ficus elastica*), so wird die Remission im Infrarot (800—1100 mμ) auch vermindert (durchschnittlich 7%), im sichtbaren Bereiche der Strahlung und im UV aber stark erhöht (365 mμ um 9%, 550 mμ um 12,5%, 675 mμ um 12%). Untersucht man das Material solcher Krusten nach Abschaben auf seine Remission, so steigt diese vom kurzwelligen zum langwelligen Bereich nahezu gleichförmig an (von 16% für 365 mμ bis zu 42% für 1100 mμ). Nur bei 670 mμ kann man eine schwache Absorptionszone feststellen, wenn einzellige, epiphytische, chlorophyllhaltige Algenzellen darin auftreten.

Künstliche Krusten, wie sie nach Besprühen mit Kupferkalkbrühe entstehen, wurden in ihren Remissionsvermögen an *Viburnum tinus* studiert. Die Kupferkalkkruste allein zeigt starke Absorption unterhalb 400 mμ, besitzt ein Remissionsmaximum bei 550 mμ und ein Minimum bei etwa 710 mμ, wonach die Remission sich wieder ziemlich gleichförmig erhöht. An bespritzten *Viburnum*-Blättern folgt sie nach Verkrustung weit mehr der des Belages als der der Blätter. (Näheres siehe Original der Dissertation.)

Durch Bestäuben mit Schwefel (untersucht Naphtal-Schwefel Schacht) wird dessen Remission, die von 390—500 mμ stark ansteigt (von 32 auf 80%) und auch die Remission der Blätter stark erhöht, wonach, aus dem spektralen Remissionsverlauf zu schließen, der Lichtgenuß im Blattinneren erheblich vermindert erscheint.

III. Oberflächenstruktur und verschiedener Lichteinfall. Polarisiertes Licht

a) Papillen und Linsen. Nachdem sich gezeigt hatte, daß die verschiedenen Schichten *über* der eigentlichen Blattoberfläche die Remission beeinflussen können, wurde auch die Remissions-Beeinflussung durch die Ausgestaltung der Epidermisoberfläche selbst in die Betrachtung einbezogen. Als geeignetes Objekt erwies sich *Fittonia verschaffeltii* Coem., da es hier verschieden gestaltete Epidermen als Vergleichsobjekte gibt. Es sind zum Teil einzelne Epidermiszellen der Blattoberseite stark nach außen vorgewölbt, während die übrigen Epidermiszellen flache Außenwände besitzen. Auf jeder vorgewölbten Zelle (Papille) sitzt eine kleine, plasmareiche Zelle, die wie eine bikonvexe Linse erscheint. Haberlandt (1924) bezeichnet diese „Ozellen" als Lichtsinnesorgane. Bei dem Vergleichsobjekt, der Gartenform *F. verschaffeltii* Coem. *f. Pearcei hort.*, fehlen diese „Linsenbildungen".

Wie die Messungen ergeben haben, ist der Einfluß der Ozellen auf die Remission gering. Diese ist bei der Gartenform im ganzen gemessenen Wellenlängenbereich um 1—2% höher, nur unter 400 mμ ist der Unterschied etwas größer im Vergleich zu der ersten Form. Dies geht beim Lichteinfallswinkel von 45° wohl auf die Wirkung der Papillen zurück, wie in Abschnitt 2 dargelegt wurde.

b) Verschiedene Lichteinfallsrichtungen. Es ergibt sich nun die Frage, ob bei verschiedenen Lichteinfallsrichtungen gegen die Blattnerven die Remission verschieden ist, denn es sind, wenn das Licht unter einem anderen Einfallswinkel als von 0° auf die Blattfläche fällt, verschiedene Einfallsrichtungen möglich. Es gibt dabei zwei ausgezeichnete Richtungen:

1. Solche, die in einer Ebene liegen, die senkrecht zum Blatt und parallel zum Seitennerven 1. Ordnung verläuft und

2. solche, die in einer zum Seitennerven selbst, damit auch zur Blattfläche senkrechten Ebene liegen.

Als Beispiel führe ich *Aucuba japonica* THUNB. an. Die Remission ist beim Lichteinfall senkrecht zu den Blattnerven im ganzen gemessenen Spektralbereich um 4% höher als parallel dazu.

Untersucht man die Remission an Monokotylenblättern bei den zwei Einfallsrichtungen, so findet man die gleichen Unterschiede. Bei *Pseudosasa japonica* MAK. ist die Remission bei der 1. Einfallsrichtung um 3% niedriger als in der 2. Bei *Saccharum officinarum* L. wurden dieselben Unterschiede in der Remission gefunden. Dagegen ist bei *Convallaria majalis* L. bis 700 mμ die Remission in beiden Einfallsrichtungen gleich. Erst im Infrarot ergeben sich Unterschiede. Wird aber die Wachsschicht entfernt, so wird die Remission bei der Einfallsrichtung 1 im ganzen gemessenen Spektralbereich geringer, bei der Einfallsrichtung 2 bleibt die Remission gleich hoch.

c) Verschiedene Lichteinfallswinkel. Da die Oberflächenstruktur und auch die Lichteinfallsrichtung einen Einfluß auf die Remission besitzen, war zu erwarten, daß auch der Lichteinfallswinkel hier eine gewisse Bedeutung hat. Ich untersuchte daher die Remission bei den Einfallswinkeln von 0^0 und 45^0, den vorhandenen Geräten entsprechend. Bei *Majanthemum bifolium* SCHMIDT ist die Remission bei senkrechtem Lichteinfall bis 700 mμ gleich hoch, über 700 mμ jedoch wesentlich höher als bei der Lichteinfallsrichtung 2. Solche Unterschiede konnten bei den meisten untersuchten Pflanzen festgestellt werden. Bei *Convallaria majalis* L. dagegen ist an Blättern mit Wachsschicht die Remission bis 700 mμ unabhängig von Einfallsrichtung und -winkel. Im Infrarot ist sie bei senkrechtem Lichteinfall am kleinsten. Wird die Wachsschicht abgewischt, so ist die Remission beim Einfallswinkel 0^0 bis 720 mμ höher als bei Einfallsrichtung 1, über 720 mμ ist sie gleich groß wie bei Einfallsrichtung 1, aber niedriger als bei Einfallsrichtung 2. Bei *Sinningia spec.*, mit papillöser, samtartiger Epidermis, ist die Remission beim 0^0-Lichteinfall bis 720 mμ um 1—2% höher, über 720 mμ ist sie jedoch um 1 bis 1,5% niedriger als bei 45^0-Beleuchtung.

d) Polarisiertes Licht. Folgerichtig müßte nunmehr die Frage interessieren, ob sich die schon im 2. Abschnitt dieser Arbeit dargelegte verschiedene Reflexion des polarisierten Lichtes auch auf die Remission auswirkt. In jenem Abschnitt wurde erläutert, daß das polarisierte Licht, dessen Schwingungsebene parallel zur Einfallsebene liegt, am wenigsten reflektiert wird. Bei der Remissionsmessung an Blättern mit polarisierten Licht zeigte sich, daß auch in diesem Falle die Remission vom Schwingungszustand des Lichtes abhängig ist. Polarisiertes Licht

wurde erhalten mit Hilfe eines Bernauer-Polarisationsfilters, das im Bereich von 400—770 mμ verwendbar war. Bei allen Untersuchungen war das Ergebnis nahezu gleich. Als Beispiel führe ich die Meßergebnisse an Blättern von *Aucuba japonica* THUNB. an: Die Remission des polarisierten Lichtes, dessen Schwingungsebene senkrecht zur Einfallsebene liegt, ist im ganzen Spektralbereich von 400—770 mμ um 1—2% höher als die des unpolarisierten Lichtes. Liegt die Schwingungsebene parallel zur Einfallsebene, so ist die Remission 2—3% niedriger als die des unpolarisierten Lichtes.

IV. Verschiedene Remissionsflächen

a) Ober- und Unterseite der Blätter. Nachdem zunächst die Remission an der Blattoberseite unter den verschiedensten Voraussetzungen untersucht worden war, sollte auch die der Blattunterseite gemessen werden. Dabei zeigte sich, daß die Remission an Ober- und Unterseite nicht gleich ist. Im Spektralbereich von 365—700 bzw. 720 mμ ist die Remission der Oberseite in der Regel kleiner, bei größeren Wellenlängen jedoch größer als die der Unterseite. Bei Blättern von *Fagus silvatica* L. betragen die Unterschiede bei 550 mμ 4,5%, bei 675 mμ 3% und über 750 mμ rund 4%. Auch bei den untersuchten Monokotylenblättern ist dieser Unterschied vorhanden.

Diese einfachen Remissionsverhältnisse können durch besondere Bildungen der Epidermis und der subepidermalen Schicht verändert werden, so z. B. durch die dichte Behaarung der Blattunterseite bei *Senecio Grayi* PURSH. Das dicke Wasserspeichergewebe in der Hypodermis der Blätter von *Peperomia arifolia* MIG. *var. argyraea hort.* bewirkt, daß die Remission der Blattoberseite im ganzen gemessenen Wellenlängenbereich niedriger ist, als die der Blattunterseite. Auch durch Panaschierung wird ein Abweichen von der obigen Regel hervorgerufen. In den grünen Teilen der Blätter von *Hedera helix* L. *f. angularis alba hort.* folgt die Remission zwar obiger Regel (Abb. 2a), in den panaschierten Teilen dagegen ist die Remission der Blattoberseite im gesamten gemessenen Spektralbereich höher als die der Blattunterseite, dabei verlaufen die Remissionskurven nahezu parallel (Abb. 2b).

b) Platycladien und Phyllocladien. Außer den Blättern und der Fruchtwand wurden noch andere assimilierende Organe untersucht, und zwar zunächst die gegenüber den Blättern morphologisch verschiedenen Platy- und Phyllocladien. Sie sind in ihrem anatomischen Aufbau dem eines äquifacialen Blattes sehr ähnlich. Es ist sowohl an der oberen als auch unteren Seite ein Palisadenparenchym ausgebildet. Das Platycladium von *Phyllanthus spec.* besitzt dann im Innern ein chlorophyllhaltiges Gewebe (prim. Rinde nach TROLL 1937), das nach oben hin dichter ist als nach unten („Schwammparenchym"). Die Remission

zeigt sehr ausgeprägt ein Maximum bei 550 mμ (28%) und ein Minimum bei 675 mμ (8%). Im Infrarot ist die Remission sehr hoch (60%). Die Unterschiede in der Remission bei verschiedenen Lichteinfallsrichtungen betragen 2—4%. Die Remission der Unterseite ist bis zu 750 mμ größer (bei 550 mμ 9%, 675 mμ 5%), über 750 mμ gleich groß wie die der Oberseite. Die Phyllocladien von *Ruscus hypoglossum* L. zeigen ein ähnliches Verhalten in der Remission.

c) Thalli. Assimilationsorgane, die sowohl morphologisch als auch anatomisch den Blättern gegenüber verschieden sind, stellen die Thalli dar. Es wurde daher auch deren Remissionsverhalten untersucht. Zuerst wurde die Remission der Thalli von *Lunularia cruciata* (L.) DUM. und *Marchantia polymorpha* L. gemessen. Die Remissionsverhältnisse liegen, außer im Ausmaß, genau wie bei Blättern: Die Remission betrug bei *Lunularia* bei 400 mμ 3,8%, 500 mμ 5,8%, 550 mμ 13,2%, 685 mμ 4,8%, und über 750 mμ 28—29%, und bei *Marchantia* bei 400 mμ 4,5%, 500 mμ 8%, 550 mμ 12%, 685 mμ 6,8%, 750 mμ 26% und stieg bis 1100 mμ an auf 32,5%. *Marchantia* remittiert also bis 700 mμ etwas mehr als *Lunularia*, doch ist hier das Maximum bei 550 mμ niedriger. Auch im Thallusquerschnitt sind bekanntlich Unterschiede vorhanden. Bei *Lunularia* ist das Assimilationsgewebe, das unter einer farblosen Epidermis liegt, 50 μ dick, sehr zellenreich und enthält viel Chloroplasten. Das Speichergewebe ist 0—520 μ dick. Das Assimilationsgewebe von *Marchantia* ist 70 μ hoch. Die Assimilationskammern, die unter einer chlorophyllhaltigen Epidermis liegen, enthalten wenige Zellen mit geringerer Chloroplastenzahl als bei *Lunularia*.

Als weiterer Thallus wurde der der Meeresalge *Ulva lactuca* (L.) LE JOL. auf seine Strahlungsremission geprüft. Die Remission war bei diesem zweizellschichtigen Thallus sehr niedrig, und zwar von 400 bis 500 mμ 3,5%, beim Maximum bei 545 mμ 7,0%, bei 675 mμ 4%. Von 720 mμ stieg die Remission gleichmäßig von 11,2% auf 17,3% bei 1100 mμ. Die Thallusoberfläche war während der Messungen stets mit Seewasser befeuchtet, um zum einen ein Austrocknen zu vermeiden und zum anderen die für die Pflanze natürliche Grenze Seewasser-Thallus zu erhalten[1]. Dann wurde die Remission von 2 und 3 dicht aufeinanderliegenden Thallusstücken gemessen. Zwischen den Stücken war Seewasser, um die Bildung von Luftblasen zu vermeiden. Bei 2 aufeinanderliegenden Thallusstücken war die Remission im sichtbaren Gebiet ungefähr um 1% erniedrigt, im Infrarot bis 950 mμ erhöht und von da bis 1100 mμ gleich der nur eines Thallusstückes. Bei 3 Stücken änderte sich die Remission im Sichtbaren kaum, aber im Infrarot stieg sie um 4—6% gegenüber der Remission an 2 Thallusstücken.

[1] Die stets gleichbleibende Reflexion an der Wasseroberfläche beim Lichteinfallswinkel 0° (etwa 2%) kann bei den Vergleichsmessungen vernachlässigt werden, da sie sich nicht bemerkbar macht.

V. Experimentelle Veränderungen im Blatt

a) Infiltration der Intercellularen. Die bisher besprochenen Untersuchungen haben gezeigt, daß die Remission der Blätter von verschiedenen äußeren Faktoren abhängt. Auffallend war dabei, daß durch Infiltrieren der Lufträume im Haarfilz von *Senecio Grayi* PURSH. die Remission vollständig verändert wurde. Nun finden sich auch im Blatt viele Lufträume, die Intercellularen. Es ergab sich also die Frage, ob und gegebenenfalls wie durch Infiltrieren der Intercellularen die Remission verändert wird. Dazu wurden die Objekte mit verschiedenen Medien: Wasser, Benzol oder Paraffinöl infiltriert, die jeweils verschiedenen Brechungsindex besitzen [1,33; 1,50 oder 1,48, die Cellulose der Membranen dagegen etwa 1,525 (vgl. FREY-WYSSLING 1935)].

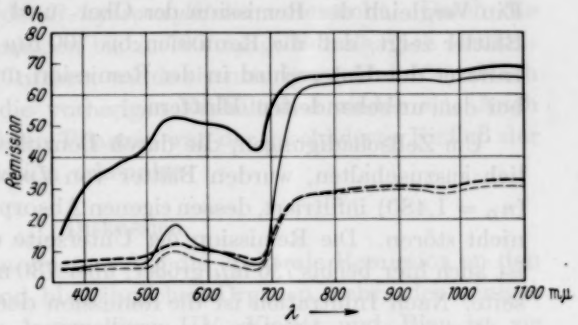


Abb. 7. Remission der Keimblätter von *Fagus silvatica* L. beim Lichteinfallswinkel 45°. —— Blattoberseite normal, ---- mit Wasser infiltriert, —— Blattunterseite normal, ---- mit Wasser infiltriert

Als erstes Objekt wurden Keimblätter von *Fagus silvatica* L. untersucht. Die Remissionskurve ihrer Oberseite hat ein sehr deutliches Maximum bei 550 mμ (18,3%); nach einem Minimum bei 675 mμ (5,5%) steigt die Kurve bis über 60% an (oberhalb 750 mμ). Die Blattunterseite remittiert schon im Sichtbaren sehr viel des eingestrahlten Lichtes (über 50% bei 550 mμ), und auch im Infrarot ist deren Remission größer als die der Blattoberseite. Dies wird durch sehr große Intercellularen im Schwammparenchym bewirkt, das nach unten auch kaum Chloroplasten enthält, aber reichlich Stärkekörnchen. Werden die Intercellularen mit Wasser infiltriert, so nimmt die Remission sehr stark ab (Abb. 7). Dies ist im sichtbaren Gebiet vor allem an der Keimblattunterseite deutlich. Im Infraroten ist die Remissionsabnahme sowohl an Ober- und Unterseite sehr erheblich, so daß zwischen Keimblattunter- und Oberseite kaum mehr ein Unterschied besteht.

Um die reflektierende Wirkung der Zellwände gegen die Intercellularen des Schwammparenchyms zu beseitigen, muß man diese mit einem Medium infiltrieren, das das gleiche Brechungsvermögen besitzt wie die Cellulose. Der Brechungsindex von Cellulose beträgt senkrecht zur Micelle $n_D = 1{,}525$ (FREY-WYSSLING 1935). Es wurde Benzol mit der Brechzahl $n_D = 1{,}500$ gewählt, mit dem zunächst Blätter von *Syringa vulgaris* L. infiltriert wurden. Die Remission der unbehandelten Blätter zeigt den üblichen Kurvenverlauf mit einem Remissionsmaximum bei 550 mμ (Oberseite 11%, Unterseite 28,5%) und einem Minimum bei 680 mμ (Oberseite 6,8%, Unterseite 11,8%). Von 680—750 mμ besteht ein starker Anstieg auf 42,8 bzw. 45,2%. Die Unterseite remittiert also im gesamten gemessenen Bereich mehr als die Oberseite.

Durch Infiltration mit Benzol, das im untersuchten Spektralbereiche keine störende Absorption besitzt, verändert sich die Remission der Blattoberseite bis 700 mμ fast nicht. Im Infrarot ist sie jedoch erniedrigt (bei 750 mμ um 8%, 950 mμ um 5,5% und bei 1100 mμ um 6,2%). Bei der Blattunterseite ist die Remissionsabnahme durch die Infiltration bis 700 mμ sehr groß (12% bei 550 mμ). Nach einem starken Anstieg der Remissionskurve von 680—750 mμ (von 7% auf 31%) steigt sie bis 900 mμ auf 39% und erreicht dann bei 1100 mμ 40,2%. Insgesamt erreicht sie auf der Blattunterseite bei Infiltration jedoch nicht die Höhe, wie am unbehandelten Blatt (bei 750 mμ 13%, bei 900 mμ 10% niedriger). Ein Vergleich der Remission der Ober- und Unterseite der infiltrierten Blätter zeigt, daß die Remission bis 700 mμ nahezu gleich ist, und im Infrarot der Unterschied in der Remission ungefähr so groß ist wie der bei den unbehandelten Blättern.

Um Zellschädigungen, die durch Benzol sehr rasch eintreten, gänzlich auszuschalten, wurden Blätter von *Impatiens spec.* mit Paraffinöl ($n_D = 1{,}480$) infiltriert, dessen eigenen Absorptionsbereiche hier ebenfalls nicht stören. Die Remission der Unterseite der unbehandelten Blätter ist auch hier bei bis 730 mμ größer, über 730 mμ kleiner als die der Oberseite. Nach Infiltration ist die Remission der Blattoberseite bis 700 mμ unverändert, nur das Remissionsmaximum bei 550 mμ ist niedriger. Über 700 mμ ist sie stark erniedrigt (rund 20% im Bereich von 750 bis 1100 mμ). Dadurch, daß die Remissionsabnahme an der Blattunterseite bis 700 mμ größer ist als an der Oberseite, resultiert eine gleich große Remission der infiltrierten Blätter an Ober- und Unterseite.

b) Chloroplastenbewegung durch Wechsel von Licht und Dunkelheit. Die Infiltration der Intercellularen zum Zwecke einer physikalischen Veränderung im Blatt bedeutet einen sehr groben Eingriff. Eine andere physikalische Veränderung kann aber auch durch einen normal auftretenden physiologischen Vorgang, nämlich durch die infolge Wechsels von Licht und Dunkelheit hervorgerufene Chloroplastenverlagerung bewirkt werden.

Keimblätter von *Fagus silvatica* L. wurden zunächst nach Belichtung hinsichtlich ihrer Remission ausgemessen, dann 2 Tage verdunkelt (bei 20° C). Danach wurde wieder gemessen. Es zeigte sich, daß durch die Dunkelheit die Remission bis 740 mμ erniedrigt (400 mμ 0,6%, 500 mμ 1,5%, 550 mμ 6,5%, 675 mμ 2%, 700 mμ 12,5%) und über 740 mμ erhöht wurde (800 mμ 2%, 1100 mμ 1,2%). Der Remissionsanstieg nach 675 mμ war dabei nach längeren Wellen verschoben, was sich auch aus der sehr großen Remissionsverminderung bei 700 mμ ergibt. Nach erneuter Belichtung gleicht die Remission der vor der Verdunklung. Im Blattquerschnitt zeigte sich, daß durch die Verdunklung die Chloroplasten in den Palisadenzellen gleichmäßig verteilt worden waren, während sie nach Belichtung an den Zellwänden lagen (Schatten- und

Sonnenstellung der Chloroplasten). Der hohe Stärkegehalt der Keimblätter war nach der Verdunklung noch nicht verringert.

Bei verschiedenen Pflanzen konnte BIEBL (1954) die Lichtbewegung der Chloroplasten durch Lichttransmissionsmessungen verfolgen. Bei den eigenen Untersuchungen veränderte sich bei den von BIEBL verwendeten Pflanzen *Begonia hydrocotylifolia*, *B. rizinifolia* A. DIETR., *B. albopicta* und *Aspidistra elatior* BL. auch die Remission, die BIEBL in seine Untersuchungen nicht mit einbezog, beim Wechsel von Dunkelheit und Belichtung. Dazu wurden die Pflanzen über Nacht in ein Dunkelzimmer gebracht, dann die Remission gemessen und nach dieser Messung dem Sonnenlicht ausgesetzt. Nach 4 Std Belichtung wurde dann wieder gemessen. Zunächst wurde *B. hydrocotylifolia* untersucht. Durch die Belichtung wurde die Remission bis zu 700 mμ größer als nach Dunkelheit (3% bei 550 mμ), im Infrarot wurde sie niedriger (rund 1%). Nach Dunkelheit stellten sich die vorherigen Verhältnisse wieder ein. Auch bei den anderen untersuchten Pflanzen war der geschilderte Einfluß der Belichtung auf die Remission erkennbar.

Diskussion

Die eigenen Messungen zeigten, daß die spektrale Remission an den verschiedenen Blättern und blattähnlichen Organen mehr oder weniger gleichmäßig verläuft: im langwelligen UV, Violett und Blau ist sie gering (3—10%), im Grün steigt sie an auf 10—20% bei 550 mμ, dann folgt eine Abnahme bis 675—680 mμ auf 3—10%. Nach diesem Remissionsminimum nimmt die Remission sehr stark zu, und erreicht bei 740—750 mμ Wellenlänge einen Wert von 40—70%, der bis 1100 mμ nahezu konstant bleibt. Die Unterseite der Blätter remittiert im allgemeinen bis 720—730 mμ mehr als die Oberseite, bei größeren Wellenlängen ist dann die Remission der Oberseite höher.

Das erste Hindernis beim Lichtdurchgang Luft→Blattinneres, das den Lichtgenuß des Blattes mindern kann, ist die spiegelnde Reflexion an der Blattaußenseite. Diese konnte mit den vorhandenen Geräten nicht experimentell gemessen werden, so daß wir auf theoretische Überlegungen angewiesen sind.

Die Außenwände der Epidermiszellen sind nach M. MEYER (1938) und K. und M. WUHRMANN-MEYER (1941) geschichtet, und zwar sind die verschiedensten Stoffe in Schichten parallel zur Oberfläche gelagert. Jede Schicht hat eine andere Brechzahl. Es können hier also Verhältnisse eintreten, wie sie in Abb. 1 schematisch dargestellt sind. Dabei ist die Dicke der einzelnen Schichten von großer Bedeutung, da die Reflexion bei dünnen Schichten sehr stark von deren Dicke abhängt ($\lambda/4$-Schichten, Entspiegelung, Verspiegelung). Im vorliegenden Falle läßt sich darüber allerdings nichts aussagen, da in der Literatur keine diesbezüglichen Größenangaben zu finden sind.

Die direkte Reflexion an der Cuticula z. B. von *Ficus elastica* ROXB. ist sehr gering. Der Brechungsindex des Cutins beträgt hier $n_D = 1{,}584$ [selbst ermittelt nach der Immersionsmethode von SCHROEDER VAN DER

KOLK (1900), unter Zuhilfenahme des Leitz-Mikrorefraktometer nach Dr. JELLEY. Die Cuticula wurde dazu nach KISSER und SKUHRA (1952) mit Chromsalpetersäure isoliert]. Danach wurde nach den Formeln (9a), (10a) und (11) die Reflexion (ideale Fläche vorausgesetzt!) berechnet. Sie ist sehr niedrig, bei der Wellenlänge von 589 mμ bis zum Einfallswinkel von 60° unter 10% (Abb. 8). Der spiegelnden Reflexion kann man also keine so große Bedeutung beimessen wie es WIESNER (1876) u. a. getan haben. Auch SEYBOLD (1933) findet, daß die absolute Reflexion an matten und lackierten Oberflächen nicht verschieden ist.

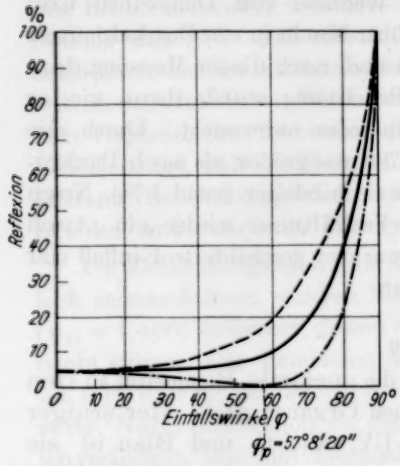


Abb. 8. Reflexion der Cuticula von *Ficus elastica* ROXB. n_D = 1,548. —— Natürliches Licht, - - - - Schwingungsebene senkrecht, —·—·— Schwingungsebene parallel zur Einfallsebene (berechnet)

GATES und TANTRAPORN (1952) untersuchten die Reflexion der Infrarotstrahlen bis zu einer Wellenlänge von 25 μ bei den Einfallswinkeln von 20° und 65° (Vergleichsmaß war die Reflexion eines Spiegels). Beim Einfallswinkel von 65° fanden sie eine Reflexion bis 8%, z. B. bei *Ficus elastica*. Es sind niedrigere Werte als die berechneten (bei 589 mμ 13%). Bei einigen Blättern, z. B. *Citrus limonum* u. a., fanden sie bei der Wellenlänge von 10 μ ein Remissionsmaximum. Dies müßte auf eine anomale Dispersion des Cutins in diesem Wellenlängenbereich zurückzuführen sein, da nach deren Angaben die Reflexion nur direkt an der Cuticula erfolgt. Diese Erklärung wäre noch nachzuprüfen, zumal auch eine Reflexion nach dem Prinzip der Punktgitter mitwirken könnte.

GATES und TANTRAPORN untersuchten auch gelbe Blätter, konnten aber keine Unterschiede in der Reflexion im Strahlungsbereich von 3—15 μ gegenüber grünen Blättern finden. Dadurch kamen sie zu der Auffassung, daß die Strahlung nicht genügend weit ins Parenchym eindringt, um von den Pigmenten beeinflußt zu werden. Inwieweit die Pigmente überhaupt in diesem Bereich unterschiedlich absorbieren, wurde nicht mitgeteilt. Im infraroten Wellenlängenbereich bis 1100 mμ ist aber nach den eigenen Messungen keine unterschiedliche Remission festzustellen (z. B. *Hedera helix* L. *f. angularis alba hort.* und bei *Corylus avellana* L.). Die Remission wird aber weitgehend von der Absorption der Farbstoffe bedingt. Daraus erklärt sich, daß MECKE und BALDWIN (1937) bei der Infrarotphotographie keinen Unterschied an panaschierten Blättern zwischen grünen und farblosen Teilen erkennen konnten.

Im kurzwelligen Bereich ist die Remission sehr niedrig. Es kommt hier zu der Absorption der Farbstoffe noch eine solche der Zellwandsubstanzen (METZNER 1930). Auch Anthocyan wirkt hier, vor allem in den Epidermiszellen, als Strahlungsschutz für das Blatt (METZNER), während es wohl kaum zur Ausnutzung der Wärmestrahlung (nach STAHL 1896) fähig ist.

Im Gegensatz zu den Blattfarbstoffen wirkt sich Wasser gerade im Infrarot durch Absorption der Strahlen auf die Remission aus. Dies zeigt die spektrale Absorptionskurve für Wasser bei einer Schichtdicke von 1 mm und $^1/_2$ mm (berechnet auf Grund der Angaben des Absorptionskoeffizienten für Wasser von CURCIO und PETTY 1951) (Abb. 9). Dadurch ist erklärbar, daß GATES und TANTRAPORN bei Blättern im Infrarot keine Strahlungsdurchlässigkeit feststellen konnten.

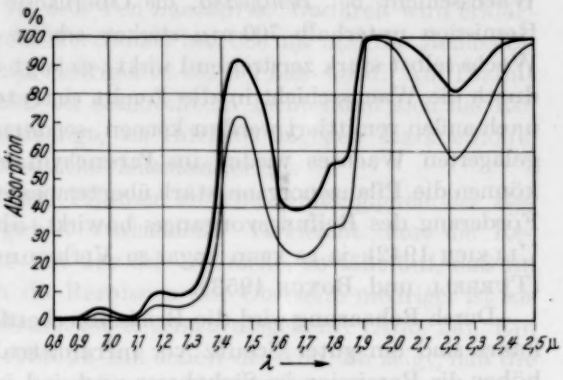


Abb. 9. Absorption von Wasser, berechnet nach CURCIO und PETTY 1951. —— Schichtdicke 1 mm, —— Schichtdicke 0,5 mm

Ein besonderes Beispiel einer Remissionsänderung durch Austrocknen bieten die an Blättern von *Peperomia* gewonnenen Kurven (Abb. 3). Hier veränderte sich die Remission an der Blattoberseite im wesentlichen nur im Infrarot, an der Blattunterseite aber auch im sichtbaren Spektralbereich. Durch das Welken trocknete das Blatt zunächst nicht ganz aus (Wasserspeichergewebe!), sondern starb schließlich ab, wobei die Remission parallel zur Farbstoffzersetzung abnahm. Dies trat an der Unterseite im ganzen Spektralbereich, an der Oberseite nur im Infrarot ein. Demgegenüber nahm bei *Tilia* und *Polystichum* die Remission durch Austrocknen zu. Die Erklärung für dieses unterschiedliche Verhalten dürfte darin zu sehen sein, daß bei *Tilia* und *Polystichum* die Struktur der Blätter zerstört wurde (Bildung eines optisch inhomogenen „Filters"), während bei *Peperomia* durch die Zersetzung die Zellinhaltsstoffe optisch homogenisiert wurden, bei Erhaltung des Zellgefüges. Es spielen also neben der Struktur des Gewebes auch die Inhaltsstoffe der Zellen eine, vielleicht sogar die größere Rolle bei der Remission.

POKROWSKI (1925b) stellte eine Abnahme der Remission (im Spektralbereich von 480—680 mμ) mit zunehmendem Alter der Blätter fest, was er auf eine Zunahme der Farbstoffkonzentration und Niederschläge von Staub und Ruß zurückführte. Die eigenen Messungen an gereinigten

Blättern ergaben das gleiche: Im sichtbaren Spektralbereich nimmt die Remission ab. Im Infrarot nimmt sie aber erheblich zu. Auch GATES und TANTRAPORN fanden bei *Ulmus americanus*, daß die Reflexion der Strahlen im Wellenlängenbereich von 3—15 μ an alten, dunklen Blättern wesentlich höher ist als an jungen, hellen Blättern. Es ist also, zusammenfassend betrachtet, deutlich eine Parallele vorhanden zwischen Zunahme der Chlorophyllkonzentration und der Remissionsänderung: Remissionsabnahme im Sichtbaren bis 700 mμ und -zunahme im Infrarot.

Daß Staubschichten die Remission verändern können, wurde schon angedeutet. Dasselbe tritt ein, wenn eine dichte Schicht, z. B. die Wachsschicht bei *Benincasa*, die Oberfläche bedeckt. Hier wird die Remission unterhalb 700 mμ stärker erhöht als darüber, obwohl das Wachs selbst stark zerstreuend wirkt: es folgt also, daß die Strahlen, die durch die Wachsschicht in die Frucht eintreten, zum Teil nicht wieder nach außen remittiert werden können, sondern vielmehr infolge des aufgelagerten Wachses wieder ins Parenchym zurückgelangen. Dadurch können die Pflanzenorgane stark übertemperiert werden (was u. U. eine Förderung des Reifungsvorganges bewirkt, ähnlich wie bei der Bohne, ULLRICH 1942), ja es kann sogar zu Verbrennungserscheinungen führen (TURRELL und BOYCE 1953).

Durch Behaarung wird die Remission ebenfalls verändert: Schuppenhaare sind ein guter Schutz vor Infrarotstrahlen, Stockwerkhaare erhöhen die Remission im Sichtbaren und sind im Infrarot $\pm$ unwirksam, und Haarfilz wirkt im Sichtbaren ebenso, im Infrarot aber remissionshemmend. Im Haarfilz kann die Strahlung so gebrochen werden, daß sie nicht wieder nach außen, aber auch nicht ins Blattinnere gelangt. Dies dürfte auch für die UV-Strahlen zutreffen, wodurch verständlich wird, daß die Hochgebirgsflora besonders reich an behaarten Pflanzen ist. Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit den Angaben in der Literatur. GATES und TANTRAPORN fanden bei *Verbascum tapsus* keine Reflexion, da durch die Stockwerkhaare spiegelnde Reflexion nicht möglich ist. Bei *Elaeagnus* war die Reflexion an Ober- und Unterseite gleich, obwohl sonst alle von ihnen untersuchten Pflanzen an der Unterseite weniger reflektierten: die Schildhaare erhöhen die Reflexion. OBATON (1944) fand im nahen Infrarot gleiche Reflexion an kahlen und behaarten Hochgebirgspflanzen, ließ jedoch die Frage offen, ob seine Ergebnisse eine ökologische Anpassung erkennen lassen, die bei den einzelnen Pflanzen auf verschiedene Art erreicht wird, und ob die Behaarung tatsächlich in diesem Spektralbereich ohne Bedeutung für die Remission ist.

Eine zerstreuende Wirkung bringt auch eine Wachsauflage hervor. Sie ist besonders groß bei schrägem Lichteinfall, da die Wachsschicht meist in Stäbchenform ausgeschieden wird (RENNER 1909). Hierdurch ist auch die Zerstreuungsabnahme mit zunehmender Wellenlänge gemäß

der Rayleighschen Formel erklärbar. Zur zerstreuenden Wirkung des Wachses kommt dann noch deren Absorption, wie auch K. und M. WUHRMANN-MEYER (1941) feststellen konnten.

Anders verhält es sich bei Thalli. So remittieren die Thalli der Lebermoose sehr wenig der einfallenden Strahlung, obwohl unter dem Assimilationsgewebe ein relativ dickes Speichergewebe liegt, in dem relativ große Intercellularen vorhanden sind. Diese geringe Reflexion der Thallophyten stellt auch OBATON (1941, 1944) fest für solche aus der Ebene als auch dem Hochgebirge. An Querschnitten kann man feststellen, daß im Assimilationsgewebe von *Marchantia* weniger Chloroplasten enthalten sind als in dem von *Lunularia*. Dadurch wird erklärbar, daß die Absorption von *Marchantia* bei 680 mμ und die Remission im Bereich von 700—900 mμ niedriger ist als bei *Lunularia*. Am Thallus von *Ulva* erkennt man, daß bei senkrechtem Lichteinfall sich die Remission im Sichtbaren erniedrigt, im Infrarot dagegen stark erhöht, wenn man mehrere Thallusstücke aufeinanderlegt.

Auch bei Blättern höherer Pflanzen ist eine Abhängigkeit der Remission vom Chlorophyllgehalt vorhanden. Vergleicht man die Remission der Blattunterseite mit der der -oberseite, so fällt auf, daß im sichtbaren Spektralbereich die Remission der Oberseite niedriger ist als die der Unterseite. Im Infrarot ist es genau umgekehrt (Abb. 2a). Ein Vergleich der Kurven der Abb. 2a mit denen der Abb. 2b zeigt, daß die unterschiedliche Remission an Ober- und Unterseite durch den verschiedenen Chlorophyllgehalt bedingt wird. Im farblosen Teil der panaschierten Blätter ist die Remission der Blattunterseite auch im Sichtbaren niedriger als die der Oberseite, wobei die Kurven nahezu parallel verlaufen. So kann man aus diesen Tatsachen ableiten, daß die Reflexion, die GATES und TANTRAPORN untersuchten, nicht allein spiegelnde Reflexion an der Epidermisoberfläche war.

Ein ähnlicher Unterschied wie der, den man beim Vergleich der Remission der Blattober- und -unterseite erkennt, besteht auch in der Remission von Sonnen- und Schattenblättern, ein Unterschied, auf den schon LINSBAUER (1901) hingewiesen hat.

BILLINGS und MORRIS stellten in ihrer Arbeit 1951 die Reflexionskurven verschiedener ökologischer Gruppen dar. Dabei stellten sie fest, daß Pflanzen, die im Vergleich zu anderen im Sichtbaren weniger reflektierten, im Infrarot eine höhere Reflexion zeigten. Auch die vorliegenden Untersuchungen erbrachten den Beweis, daß mit Zunahme des Chlorophyllgehaltes die Remission im sichtbaren Gebiet erniedrigt (Chlorophyllabsorption) und im Infrarot erhöht wird: Alter der Blätter, Blattober-: -unterseite, Sonnen-: Schattenblätter. Sehr große Unterschiede in der Remission findet man zwischen den Blättern höherer Pflanzen und den untersuchten Thalli. Hierdurch kommt man zu der

Vermutung, daß bei der Remission nicht nur der absolute Chlorophyllgehalt, sondern auch die Anzahl der Chloroplasten mitwirkt. Wie OBATON (1944) anführt, haben Pflanzen großer Höhen ebenso wie Sonnenblätter das Palisadenparenchym doppelt angelegt und dabei das Schwammparenchym reduziert im Vergleich zu Blättern derselben Art aus der Ebene. Auch diese Gebirgspflanzen haben eine höhere Remission. Nach BILLINGS und MORRIS nimmt die Remission mit der Sonneneinstrahlung zu. Bei panaschierten Blättern ist im Infrarot die Remission sowohl im farblosen als auch im grünen Teil gleich groß. Die hohe Remission im langwelligeren Infrarot ist also kein „Chlorophyll"-Effekt.

Wenn nun die Anzahl der Chloroplasten für die Remission der Strahlen entscheidend ist, dann müßte durch Verlagerung der Plastiden eine Änderung der Remission eintreten.

BIEBL (1954) konnte die Chloroplastenbewegung beim Wechsel von Licht und Dunkelheit durch Lichttransmissionsmessungen nachweisen. Bei den Pflanzen, die hierbei die stärksten Änderungen zeigten, wurde in der vorliegenden Arbeit auch die Remission untersucht. Es konnte festgestellt werden, daß mit der Transmissionsänderung eine Remissionsänderung gekoppelt war, und zwar war die Remission nach der Verdunklung der Pflanzen im sichtbaren Bereich niedriger und im Infrarot höher als bei der Messung nach Belichtung. Die Änderung betrug bei *Begonia hydrocotylifolia* im Sichtbaren ungefähr 3%. Ein größerer Unterschied war nach den Ergebnissen von BIEBL nicht zu erwarten. Auch SEYBOLD (1955) erhielt bei der Wiederholung der Versuche von BIEBL an derselben Pflanze eine Transmissionsänderung von rund 3%. Aus dem Vergleich dieser Ergebnisse mit den eigenen glaube ich schließen zu müssen, daß die Transmissionsminderung nur durch eine Remissionserhöhung hervorgerufen wird, der Lichtgenuß des Blattes jedoch gleich bleibt. Daraus kann man folgern, daß für die Remission nicht der absolute Chlorophyllgehalt, sondern die Anzahl der Chloroplasten entscheidend ist.

Rein physikalisch gesehen ist eine Zerstreuung an Teilchen gegeben, die größer sind als die Wellenlänge. Dabei müssen sich diese Teilchen in einem Medium mit einem anderen Brechungsvermögen befinden. Bei den Plastiden sind diese Bedingungen erfüllt. Die Chloroplasten haben eine mittlere Größe von 3—10 μ (MÖBIUS 1920) und sind dichter als das sie umgebende Plasma. Außer den Plastiden sind auch noch kleinere Plasmagranula in den Zellen enthalten, die Mitochondrien, die Durchmesser haben von 0,5—2 μ. Diese besitzen ebenfalls ein anderes optisches Verhalten als das Plasma, was aus ihrer mikroskopischen Erkennbarkeit und der Phasenverschiebung hervorgeht, die sie im Phasenkontrastmikroskop bewirken. Hierdurch erhält man Verhältnisse, wie sie in

den Christiansen-Filtern[1] (Dispersionsfilter nach CHRISTIANSEN-WEIGERT, BERGER und KLEMM 1936) vorliegen: es werden hier die Lichtstrahlen an den Plasmainhaltsstoffen und an den Plastiden gebrochen und zerstreut.

Die Chloroplasten sind jedoch optisch nicht homogen. Sie sind lamelliert (FREY-WYSSLING 1938 und 1955) mit einer Lamellierungsperiode von etwa 350 Å (COHEN und BOWLER 1953, an Tomatenplastiden). Nach den optischen Gesetzen über dünne Schichten kann also an diesen geschichteten Chloroplasten bei frontalem Lichtauffall keine Reflexion stattfinden. Hierin könnte eine Bedeutung der Lamellierung der Chloroplasten liegen. Die Strahlung dringt bei der Schattenstellung der Chloroplasten in diese ein und wird nun an der unteren Seite (Grenzfläche Plastid-Plasma) reflektiert. Diese Reflexion der Strahlen wird durch den gewölbten Bau der Plastiden gefördert, durch den meist ein relativ großer Reflexionswinkel entstehen dürfte. Das Licht kann nun mehrmals im Chloroplast reflektiert werden, bis der nichtabsorbierte Teil bei einem günstigen Auffallwinkel nach außen gelangen kann. Die Größe dieses nicht absorbierten Teiles hängt dabei von der Absorptionsfähigkeit des Plastiden ab (Chlorophyll-, Carotinoid-, Lipoid- und Proteinabsorption). Dadurch ist die größtmögliche Ausnutzung der Lichtenergie gegeben. Die aus den Chloroplasten reflektierten Strahlen haben keine bevorzugte Richtung mehr, was SEYBOLD (1933) mit dem Satz formulierte: „Die reflektierte und transmittierte Lichtmenge kann man in erster Näherung gleichsetzen". (Gültig zunächst nur für das sichtbare Spektralgebiet.) Bei Profilstellung = Sonnenstellung der Chloroplasten wird das Licht schon auf den Chloroplasten reflektiert, da dabei die Dicke der Schichten unter der Trennungsfläche größer ist bzw. sein kann als eine Wellenlänge. Damit erklärt es sich, daß bei den Messungen nach Belichtung und Dunkelheit die Remissionsänderung relativ klein war, da hierbei die Plastiden wohl weniger von den Strahlen getroffen werden, sie aber von den sie treffenden Strahlen mehr reflektieren, einmal direkt nach außen und zum anderen an den gewölbten Außenwänden mehr oder weniger parallel zur Blattfläche in das Blattparenchym, wodurch wiederum eine unverminderte Energieausnutzung gegeben ist (MONFORT 1941). Die geringen Unterschiede in der Remission nach Licht und Dunkelheit dürften daher kaum zufällig sein.

Bei nichtgeschichteten Zellinhaltsstoffen, die die entsprechende Größe besitzen, müßte dann direkt Dispersion eintreten. Zur Bekräftigung

[1] Das Christiansen-Filter ist eine mit einer Mischung von Glasgrieß und Flüssigkeit gefüllte Projektionsküvette, die bei bestimmter veränderbarer Temperatur nur für einen bestimmten Spektralbereich durchlässig ist. Die Lichtstrahlen anderer Wellenlängen werden an den Kanten und Flächen des Grießes abgelenkt, gebrochen oder gespiegelt.

dieser Annahme kann die Remissionsabnahme bei den Blättern von *Peperomia* durch Zersetzung der Zellbestandteile angeführt werden. Als direkter Beweis aber, daß eine solche dispergierende Filterung auch im Pflanzenreich möglich ist, kann die dispergierende Lichtzerstreuung durch Cutinkörnchen auf der Epidermis (unter bzw. in der Cuticularschicht) bei einigen Blättern und Früchten gelten (GENTNER 1909). Bei den gelben Blütenblättern von *Ranunculus acer* L. ist die Wirkung einer Körnchenschicht ebenfalls leicht erkennbar. Diese glänzen an der Oberseite soweit, wie die Epidermis von einer Schicht kleine Stärkekörnchen führender Zellen unterlagert ist (MÖBIUS 1885).

Durch solche Vorstellungen wird das Remissionsverhalten der Blätter mit verschiedenem Plastidengehalt plausibel. Auch die hohe Remission der Pflanzen im Hochgebirge und die niedrige der Thallophyten ist damit erklärbar: Hochgebirgspflanzen haben mehr Chloroplasten in dem verstärkten Palisadenparenchym, und demgegenüber enthalten die Thallophyten in den wenigen Zell-Lagen relativ wenig Chloroplasten.

Auch kann hierdurch das Reflexionsmaximum, das GATES und TANTRAPORN bei einigen Pflanzen bei einer Wellenlänge der Strahlung von 10 μ gefunden haben, gedeutet werden. Die Strahlung dringt dabei durch die Epidermis ein und wird an den Zellinhaltsstoffen reflektiert. Durch entsprechenden Abstand der reflektierenden Körperchen könnte für die betreffende Wellenlänge bei dem gegebenen Einfallswinkel ein flächenhaftes Punktgitter entstehen, wodurch eine hohe Reflexion hervorgerufen wird.

Welchen Einfluß haben nun die Intercellularen des Schwammparenchyms auf die Strahlungsremission? WILLSTÄTTER und STOLL (1918) führen die gesamte Remission auf die Brechung und Reflexion der Strahlen an den Zellwänden im Schwammparenchym zurück. MECKE und BALDWIN (1937) erklären durch diese Theorie den sog. „Chlorophyll-effekt" bei der Infrarotphotographie. OBATON (1944) kann jedoch die höhere Reflexion der Hochgebirgspflanzen gegenüber der von Pflanzen aus der Ebene nicht dadurch erklären, da das Schwammparenchym dieser Pflanzen stark reduziert ist. So war das Problem bis dahin ungeklärt.

MECKE und BALDWIN fanden nun, daß nach Infiltration mit Wasser das Blatt mehr oder weniger durchsichtig geworden ist. Die Remission an Keimblättern von *Fagus* nimmt ebenfalls durch Infiltration mit Wasser stark ab (Abb. 7). Aber die Remissionskurve hat immer noch den charakteristischen Verlauf derjenigen eines Blattes mit relativ hoher Remission im Infrarot. Nach den Ausführungen von MECKE und BALDWIN (besonders zu der Abb. 6 in der Arbeit 1937) müßte man annehmen, daß im Infrarot praktisch nichts mehr remittiert wird. Aber die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß trotz Infiltrieren

mit einem Medium von annähernd gleicher Brechzahl wie Cellulose eine erhebliche Remission besonders im Infrarot zustande kommt. Nach WILLSTÄTTER und STOLLS Vorstellungen ist dies unerklärbar. Genau so unerklärbar bleibt danach die Tatsache, daß bei *Peperomia* die Remission an der Unterseite durchweg höher ist als an der Oberseite, obwohl im Wasserspeichergewebe an der Oberseite reichlichere Intercellularen vorhanden sind als im Schwammparenchym.

Nach Infiltration der Blätter ist die Remission der Blattober- und -unterseite nahezu gleich. Man kommt auch hier wieder zu dem Schluß, daß die Reflexion an den Intercellularen nicht eine so große Rolle spielt, wie sie ihr nach der Theorie von WILLSTÄTTER und STOLL zugeschrieben wird. Die vorliegenden Untersuchungen über die Remission an Pflanzen und der Vergleich der diesbezüglichen Literatur führen vielmehr zu dem Ergebnis, daß die Reflexion an der Epidermisaußenseite relativ klein ist, und daß die hohe Remission besonders im Infrarot zu einem kleinen Teil durch Reflexion an den Zellwänden im Schwammparenchym und zum großen Teil durch Brechung und Zerstreuung an den Zellinhaltsstoffen nach dem *Prinzip der Dispersionsfilter* erfolgt.

Zusammenfassung

1. Es wurde die Strahlungsremission an 40 verschiedenen Pflanzen im Wellenlängenbereich von 365—1100 mμ am Zeiss-Spektralphotometer mit den Remissionsansätzen I und Ia gemessen. Das Vergleichsnormal war gegen frisch aufgedampftes MgO geeicht. Ebenso wurde die Absorption der Blattfarbstoffe in Roh- und Reinlösungen, sowie die von Wasser gemessen.

2. Theoretische Berechnungen nach den Reflexionsgesetzen ergaben, daß die spiegelnde Reflexion an der Cuticula nur gering ist. Sie beträgt bei dem Brechungsindex der Cuticula von *Ficus elastica* ROXB. (n_D = 1,548) in natürlichem Licht (ideale Reflexionsfläche vorausgesetzt) bei Einfallswinkeln bis 60° 4—10% (λ = 589 mμ).

3. Die Remission der untersuchten grünen Pflanzenorgane ist vom langwelligen UV bis zu Blau niedrig (3—10%). Sie steigt dann an und hat im Grün bei 550 mμ ein Maximum (10—20%). Darauf folgt eine langsame Remissionsabnahme bis zu einem Minimum bei 675 mμ mit 3—10%. Nach einem steilen Anstieg bleibt die Remission ab 740—750 mμ $\pm$ konstant zwischen 40—70%. Phyllocladien zeigen Remissionskurven wie Blätter, nur sind die Extreme stärker ausgebildet. Die Remission der untersuchten Thalli ist sehr niedrig, zeigt aber ebenfalls ein Maximum bei 550 mμ und ein Minimum bei 675 mμ.

4. Die Remission farbloser Blätter steigt schon ab 380 mμ, und hat bei 550 mμ nahezu den höchsten Wert erreicht. Die Remission grüner Pflanzen wird also durch die Blattfarbstoffe weitgehend bestimmt.

5. Der Wassergehalt verändert die Remission durch die Absorption der Strahlung (im Infrarot) und durch Beeinflussung der Struktur des Blattes (Veränderung durch Welken).

6. Im sichtbaren Gebiet ist die Remission bei älteren Blättern niedriger als bei jüngeren. Im Infrarot sind die Verhältnisse umgekehrt. Schuppenhaare erhöhen die Remission im Infrarot, Stockwerkhaare nur im Sichtbaren, Haarfilz wirkt im kurzwelligen Spektralbereich remissionserhöhend, im Infrarot erniedrigend.

7. Wachsauflagen wirken im ganzen Spektralbereich lichtzerstreuend und es macht sich bei genügender Dicke ihre Absorption im ultravioletten Spektralbereich geltend. Durch Krusten und Auflagen von Fremdstoffen (Ruß- und Staubschichten) wird die Remission entsprechend der Eigenabsorption und -remission dieser Stoffe verändert. Auch Verkrustung mit Kalk, Kupferkalkbrühe und Schwefel erhöhen ebenfalls die Remission (vgl. S. 117). Bei hoher Remission dieser Stoffe kann Schädigung an den Pflanzen eintreten infolge Rückstrahlung der aus dem Blatt remittierten Strahlen, und zwar besonders im Infrarot.

8. Bei schrägem Lichteinfall wird die Remission durch Papillen auf der Epidermis vermindert. Auch ist bei schrägem Lichteinfall die Remission in den verschiedenen Einfallsrichtungen verschieden. Der Lichteinfallswinkel hat einen Einfluß auf die Remission.

9. In polarisiertem Licht ist die Remission von Pflanzenorganen entsprechend den Reflexionsgesetzen verändert gegenüber der in natürlichem Licht.

10. Die Blattoberseite remittiert bis 720—730 mμ weniger als die Unterseite, im längerwelligen Spektralbereich ist dies umgekehrt. Auch bei Sonnenblättern ist die Remission bis 720 mμ kleiner und über 720 mμ größer als die von Schattenblättern.

11. Durch längere Dunkelheit wird die Remission im sichtbaren Spektralbereich erniedrigt, im Infrarot erhöht gegenüber der Remission nach Belichtung infolge der eintretenden Chloroplastenverlagerung.

12. Durch Infiltrieren der Intercellularen wird die Remission im ganzen gemessenen Spektralbereich erniedrigt. Der ursprüngliche Kurvenverlauf mit seinen Minima und Maxima bleibt jedoch erhalten. Der Unterschied in der Remission zwischen Ober- und Unterseite der Organe wird dadurch nahezu aufgehoben.

13. Die Remission wird nur zu einem Teil auf Totalreflexion im Schwammparenchym (Theorie von WILLSTÄTTER und STOLL), zum anderen Teil aber auf Brechung und Dispersion an den Zellinhaltsstoffen nach dem Prinzip der Dispersionsfilter zurückgeführt. Nach einer solchen „*Plastiden-Dispersionsfilter-Theorie*" werden die Licht-Strahlen an der Grenzfläche: Chloroplast-Plasma gebrochen und reflektiert gemäß den physikalischen Gesetzen an dünnen Schichten. Dabei kann dann die

Strahlung nach mehrmaliger Reflexion in verschiedenen Richtungen aus den Chloroplasten wieder austreten.

Herrn Prof. Dr. H. Ullrich möchte ich für die Anregung zu dieser Arbeit und seine stete Förderung herzlich danken, ebenfalls Herrn Dr. H. Anders in der Fa. *Carl Zeiss*, Oberkochen, für die Einführung in die theoretischen Grundlagen der Reflexion und Remission, schließlich Frl. Dr. Muschik für ihre mannigfaltigen Beratungen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft gebührt Dank für die Unterstützung durch Apparaturen, die sie dem Institut zur Verfügung stellte.

Literatur[1]

Baumert, K.: Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. Beitr. Biol. Pflanz. **9**, 83—162 (1909). — Benford, F., G. P. Lloyd and S. Schwarz: Coefficients of reflection of magnesium oxide and magnesium carbonate. J. Opt. Soc. Amer. **38**, 445—447 (1948). — Benford, F., S. Schwarz and G. P. Lloyd: Coefficient of reflection in the ultraviolet of magnesium carbonate and oxide. J. Opt. Soc. Amer. **38**, 964—965 (1948). — Berger, E., u. A. Klemm: Jenaer Dispersionsfilter. Zeiss-Nachr. **2**, 49—55 (1936). — Biebl, R.: Lichttransmission und Chloroplastenbewegung. Flora (Jena) **141**, 163—177 (1954). — Billings, W. D., and R. J. Morris: Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. Amer. J. Bot. **38**, 327—331 (1951). — Cohen, M., and E. Bowler: Lamellar structure of the tomato chloroplast. Protoplasma (Wien) **42**, 414 (1953). — Curcio, J. A., and Ch. C. Petty: The near infrared absorption spectrum of liquid water. J. Opt. Soc. Amer. **41**, 302—304 (1951). — Egle, K.: Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. Planta (Berl.) **26**, 546—583 (1937). — Frey-Wyssling, A.: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin 1935. — Die submikroskopische Struktur des Cytoplasmas. In Protoplasmatologia, Bd. II. Wien 1955. — Der Aufbau der Chlorophyllkörner. Protoplasma (Wien) **29**, 279—299 (1938). — Gates, D. M., and W. Tantraporn: The reflectivity of deciduous trees and herbaceous plants in the infrared to 25 microns. Science (Lancaster, Pa.) **115**, 613 bis 616 (1952). — Gentner, G.: Über den Blauglanz auf Blättern und Früchten. Flora (Jena) **99**, 337—354 (1909). — Haberlandt, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1924. — Botanische Tropenreise. Leipzig 1926. — Kisser, J., u. H. Skuhra: Zur Methodik der Kutikularanalyse rezenter Pflanzen. Mikroskopie (Wien) **7**, 164—173 (1952). — Knoll, Fr.: Über den Samtglanz der Blumenblätter. Photogr. u. Forsch. **2**, 137—148 (1938). — Kortüm, G.: Kolorimetrie und Spektralphotometrie. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1948. — Linsbauer, L.: Untersuchung über die Durchleuchtung von Laubblättern. Beih. bot. Zbl. **10**, 53—89 (1901). — Mecke, R., u. W. C. G. Baldwin: Warum erscheinen die Blätter im ultraroten Licht hell? Naturwiss. **25**, 305, 307 (1937). — Metzner, P.: Über das optische Verhalten der Pflanzengewebe im langwelligen ultravioletten Licht. Planta (Berl.) **10**, 281—313 (1930). — Meyer, M.: Die submikroskopische Struktur der kutinisierten Zellmembranen. Protoplasma (Wien) **29**, 552—586 (1938). — Middleton, W. E. K., and C. L. Sanders: The absolut spectral diffuse reflectance of magnesium oxide. J. Opt. Soc. Amer. **41**, 419 (1951). — Möbius, M.: Über den Glanz der gelben *Ranunculus*blüten. Bot. Zbl. **23**, 115—119 (1885). — Über die Größe der Chloroplasten. Ber. dtsch. bot. Ges. **38**, 224—232 (1920). — Monfort, C.: Die Beziehungen zwischen Stagnationseffekt, photoxydativer Chlorophyllzerstörung

[1] Die in der Einleitung genannten Autoren vor 1900 wurden zitiert nach Neger, Fr. W., Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart 1913.

und funktionellem Sonnenstich bei Wasserpflanzen. Naturwiss. **29**, 238 (1941). — *Normblatt, DIN 5033* Farbmessung, Blatt 1 bis 8 und Beibl. April 1954. Berlin u. Köln. — OBATON, F.: Sur la réflexion des radiations de grande longueur d'onde par les plantes de haut montagne. C. r. Acad. Sci. Paris **218**, 721—723 (1944). — OBATON, F.: Sur réflexion du proche infrarouge par les surfaces végétales. C. r. Acad. Sci. Paris **212**, 621—623 (1941). — POHL, R. W.: Einführung in die Optik. In Lehrbuch der Physik, Bd. III, 7. u. 8. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1948. — POKROWSKI, G. J.: Zur Theorie der diffusen Lichtreflexion I. Z. Physik **30**, 66 (1924). — Über die Abhängigkeit der Koeffizienten der diffusen Reflexion vom Einfallswinkel des Lichtes. Z. Physik **32**, 563 (1925a). — Über die Lichtabsorption von Blättern einiger Bäume. Biochem. Z. **165**, 420 (1925b). — RENNER, O.: Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. Flora **99**, 127—155 (1909). — SCHROEDER VAN DER KOLK, J.: Tabellen zur mikroskopischen Bestimmung der Mineralien nach ihrem Brechungsindex. Wiesbaden 1900. — SEYBOLD, A.: Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. III. Planta (Berl.) **20**, 577—601 (1933). — Über den Lichtfaktor photophysiologischer Prozesse. Jb. Bot. **82**, 741—795 (1936). — Pflanzenpigmente und Lichtfeld als physiologisches, geographisches und landwirtschaftlich-forstliches Problem. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, (64)—(85) (1942). — Zur Klärung optischer Probleme der Blätter. Biol. Zbl. **67**, 71—77 (1948). — Beiträge zur Optik der Laubblätter. Beitr. Biol. Pflanz. **31**, 499—513 (1955). — SPOHN, H.: Über die optischen Eigenschaften herbstlich verfärbter Laubblätter. Planta (Berl.) **23**, 240—348 (1935a). — Eine einfache Methode zur Trennung der Blattfarbstoffe. Planta (Berl.) **23**, 657—661 (1935b). — STAHL, E.: Über bunte Laubblätter. Ann. Jard. bot. Buitenzorg. **13** (1896). — TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1: Vegetationsorgane, 1. Teil. Berlin 1937. — TURRELL, F. M., and A. M. BOYCE: Effect of quality and intensity of solar radiation on injury of lemon fruit by sulphur treatment in the field. Plant Physiol. **28**, 151—176 (1953). — ULLRICH, H.: Zur Frage der Entwicklung der Pflanzen bei ausschließlich künstlicher Beleuchtung. II. Mitt.: Über weitere Versuche mit Osram-Leuchtstofflampen, insbesondere bei höherer Beleuchtungsintensität. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 152—178 (1942). — URSPRUNG, A., u. G. BLUM: Über die Schädlichkeit ultravioletter Strahlen. Ber. dtsch. bot. Ges. **35**, 385—402 (1917). — WIESNER, J.: Beobachtungen über die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Ztg **29**, 769—774 (1871). — WILLSTÄTTER, R., u. A. STOLL: Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918. — WUHRMANN-MEYER, K. u. M.: Untersuchungen über die Absorption ultravioletter Strahlen durch Kutikular- und Wachsschichten von Blättern. I. Planta (Berl.) **32**, 43—50 (1941/42).

Dr. HERBERT BARTH, Dortmund, Hygiene-Institut, Alexanderstr. 8

Planta, Bd. 49, S. 135—167 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen

DER SAMENANSATZ BEI KREUZUNGEN MIT DER OENOTHERA BERTERIANA ♀ NACH FRÜH- UND SPÄTBESTÄUBUNG

Von

J. SCHWEMMLE

Mit 27 Textabbildungen

(Eingegangen am 16. Januar 1957)

Durch die Untersuchungen mit Oenotheren der Sektion *Raimannia* konnte gezeigt werden, daß die Häufigkeit, mit der Samenanlagen befruchtet werden, abhängig ist von der genetischen Konstitution der Eizelle (bzw. des Embryosackes) und derjenigen der Pollenschläuche. Einerseits ziehen bei Vergleichsversuchen die hinsichtlich der Eizelle genetisch verschieden konstituierten Samenanlagen die gleichen Pollenschläuche verschieden stark chemotropisch an; andererseits reagieren genetisch verschiedene Pollenschläuche auf die von Samenanlagen mit einer bestimmten Sorte von Eizellen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe verschieden gut. Die Affinitäten zwischen den Samenanlagen und den Pollenschläuchen sind also in Abhängigkeit von deren genetischen Konstitution sehr verschieden. Sie bestimmen den Samenansatz bei einer Kreuzung.

Es zeigte sich bald, daß die gleichen Kreuzungen in den verschiedenen Jahren unterschiedlich gut ansetzten. Demnach müssen also auch die Affinitäten zwischen denselben Samenanlagen und Pollenschläuchen in den verschiedenen Jahren verschieden sein. Dadurch wurden die Untersuchungen sehr erschwert, weil nur solche Kreuzungen verglichen werden konnten, die möglichst gleichzeitig hergestellt worden waren.

Wie groß die Unterschiede sein können, ist aus der nachfolgenden Zusammenstellung (Tabelle 1) zu entnehmen. Hier sind Kreuzungen mit der *Oenothera Berteriana* (B · *l*) ♀♀ aufgeführt. Diese ist eine Komplexheterozygote mit den Komplexen B und *l*. Die fertilen Samenanlagen sind zur Hälfte B-, zur Hälfte *l*-Samenanlagen. Sofern Kreuzungen von Mitarbeitern gemacht wurden, ist das in der Tabelle vermerkt.

Bei den Kreuzungen B · *l* × v · I *tenella* (früher v · I schmal gezähnt genannt) ist der andere Kreuzungspartner eine von der *Oenothera odorata* (v · I) abgeleitete trisome Mutante, bei der durch den Pollen nur der I-Komplex vererbt wird. Wir haben also nur I-Pollenschläuche.

Im Jahr 1950 waren 17 Kreuzungen von dieser Art gemacht worden. Die Anteile an großen Samen, bezogen auf den ganzen Kapselinhalt,

Tabelle 1

♂ \ B · *l* ♀	Gekreuzt im Jahr	Zahl der Kreuzungen	Große Samen %	Zahl der Aufzuchten	Große Samen %	B · I %	*l* · I %	
v · I *tenella* (I)	1950	17	47,2—36,8	7	47,2—43,4 i. D. 44,8	20,0—16,1 i. D. 17,5	23,6—19,0 i. D. 21,7	
	1952	19	55,3—21,6	5	55,3—53,2 i. D. 54,1	25,0—22,5 i. D. 23,6	28,1—24,3 i. D. 26,3	
I · I	1939	10	55,4—28,9					
	1944	10	49,9—21,4	2	49,9—47,7 i. D. 48,8	21,9—20,4 i. D. 21,1	19,8—18,1 i. D. 18,9	
	1949	12	53,3—43,2	3	53,3—50,5 i. D. 51,9	20,5—19,8 i. D. 20,3	24,5—21,7 i. D. 23,4	
	1949	12	59,8—24,8	3	59,8—52,7 i. D. 55,6	23,6—21,1 i. D. 22,3	31,8—24,6 i. D. 27,3	2 Narbenschenkel bestäubt
	1949	10	56,9—15,0	3	56,9—49,6 i. D. 52,5	24,2—15,6 i. D. 20,3	27,4—24,1 i. D. 25,2	1 Narbenschenkel bestäubt
	1950	17	61,4—48,2	7	61,4—57,1 i. D. 58,9	26,8—20,2 i. D. 24,1	24,7—20,5 i. D. 22,7	
	1952	21	57,3—18,8					
	1952	20	59,9—34,7					LEUCHTMANN
	1952	20	60,9—31,3	5	60,9—59,8 i. D. 60,5	30,7—26,9 i. D. 28,6	29,3—25,3 i. D. 27,4	HUBER
	1953	20	59,7—33,1					HUBER
	1953	18	41,6—8,3	4	41,6—38,6 i. D. 39,9	15,9—14,4 i. D. 15,2	21,9—20,1 i. D. 20,8	2 Narbenschenkel bestäubt
	1953	20	57,5—46,9	3	57,5—54,8 i. D. 56,3	21,9—17,0 i. D. 19,7	28,3—20,7 i. D. 23,0	RICHTER
						B · ha %	*l* · ha %	
ha · ha	1943			2	47,1—21,6 i. D. 34,3	17,8—7,3 i. D. 12,6	27,5—13,4 i. D. 20,4	
	1944	10	36,0—21,2	3	36,0—32,2 i. D. 34,2	13,0—12,1 i. D. 12,4	18,3—11,4 i. D. 15,0	
	1953	30	44,0—19,6	4	44,0—39,2 i. D. 41,4	17,8—13,7 i. D. 16,1	23,7—21,2 i. D. 22,5	RICHTER
						B · hsc %	*l* · hsc %	
hsc · hsc	1944	10	54,9—43,0	4	54,9—49,2 i. D. 52,9	27,1—22,8 i. D. 25,8	23,9—17,2 i. D. 20,9	
	1949	12	48,3—34,4	3	48,3—40,8 i. D. 43,5	19,4—14,7 i. D. 16,3	30,2—19,4 i. D. 23,9	
	1949	12	60,0—38,8	3	60,0—53,7 i. D. 56,3	25,2—22,1 i. D. 22,9	30,9—27,1 i. D. 29,5	2 Narbenschenkel bestäubt
	1949	12	59,0—38,3	3	59,0—47,9 i. D. 51,5	21,6—20,1 i. D. 21,0	33,1—24,8 i. D. 27,7	1 Narbenschenkel bestäubt
	1952	20	52,0—52,3					HUBER
	1953	15	58,4—26,0					HUBER
(48 Std nach Kastr.)	1953	11	40,1—28,5	5	40,1—36,0 i. D. 38,2	20,3—15,1 i. D. 17,1	23,7—15,3 i. D. 19,6	2 Narbenschenkel bestäubt
	1953	24	58,1—29,9	8	58,1—53,0 i. D. 56,6	26,4—22,1 i. D. 24,5	28,7—24,6 i. D. 26,6	RICHTER

schwankten zwischen 47,2 und 36,8%, bei den 7 Kapseln, deren Samen ausgelegt wurden, zwischen 47,2 und 43,4%. In den 7 Aufzuchten wurden gezählt: 20,0—16,1, i. D. 17,5% B · I und 23,6—19,0, i. D. 21,7% *l* · I, wieder bezogen auf den ganzen Kapselinhalt. Daß die Summe B · I + *l* · I nicht gleich dem Prozentsatz an großen Samen ist, kommt daher, daß nicht alle Samen keimen und, was nicht zu vermeiden ist, Keimlinge ausfallen. Die Affinität B zu I ist also 17,5, die von *l* zu I 21,7. Letztere ist also größer. Die 19 gleichen Kreuzungen des Jahres 1952 setzten z. T. viel besser an. Bei den 5 Kapseln mit den meisten großen Samen waren es 54,1% i. D. In den 5 Aufzuchten wurden i. D. 23,6% B · I und 26,3% *l* · I gezählt. Wieder sind letztere häufiger. Aber die Affinität B — I ist jetzt 23,6 gegenüber 17,5 im Jahre 1950, die Affinität *l* — I 26,3 gegenüber 21,7 zuvor.

Die gleichen Unterschiede haben wir bei den B · *l* × I · I-Kreuzungen aus verschiedenen Jahren. (Die I · I ist eine Homozygote mit dem I-Komplex der *Oenothera odorata*, die mit *Berteriana*-Plastiden lebensfähig ist.) Wir brauchen die Kreuzungen nicht im einzelnen zu besprechen. Einige Hinweise genügen. Bei den 12 Kreuzungen des Jahres 1949, bei denen 2 Narbenschenkel (= 2 N) reichlich mit Pollen der I · I bestäubt worden waren, wurden 59,8—24,8% große Samen gezählt (in den 3 Aufzuchten i. D. 22,3% B · I und 27,3% *l* · I), bei den 18 gleichen Kreuzungen des Jahres 1953 aber nur 41,6—8,3% große Samen (in den 4 Aufzuchten 15,2% B · I und 20,8% *l* · I). Beidemal sind die *l* · I häufiger als die B · I; demnach ist die Affinität *l* — I größer als B — I. So ist es bei 5 der 8 Aufzucht-Gruppen. Bei 3 aber (1944, 1950, 1952) sind die B · I häufiger oder gleich häufig wie die *l* · I.

Bei den B · *l* × ha · ha-Kreuzungen wurde der Pollen der Homozygote *Oenothera argentinea* verwendet. Wieder sind die Samenansätze in den verschiedenen Jahren unterschiedlich hoch und dementsprechend auch die Anteile der B · ha und *l* · ha. Letztere sind aber durchweg häufiger. Die Affinität *l* — ha ist größer als B — ha.

Auch bei den Kreuzungen der B · *l* mit der *Oenothera scabra* (hsc · hsc), ebenfalls einer Homozygote, haben wir große Unterschiede im Samenansatz und in der Häufigkeit der B · hsc und *l* · hsc in den Aufzuchten. Im allgemeinen sind die *l* · hsc häufiger als die B · hsc, nur bei den Aufzuchten des Jahres 1944 war es umgekehrt.

Die Frage ist nun, wodurch die großen Schwankungen im Samenansatz und in der Häufigkeit der zu erwartenden Bastarde bei den gleichen Kreuzungen bedingt sind. Zweifellos spielen die Außenbedingungen zu der Zeit, da die Kreuzungen hergestellt werden, eine große Rolle. Diese Tatsache hat Richter auch aufzeigen können. Kreuzungen, die nicht an den gleichen Tagen gemacht sind, können recht verschieden ausfallen. Man hatte das schon vermutet. Deshalb waren

in all den Jahren die Vergleichskreuzungen möglichst gleichzeitig gemacht worden. Dieser Umstand muß bei der Bewertung der früheren Untersuchungen berücksichtigt werden.

Es war aber auch möglich, ja sogar sehr wahrscheinlich, daß auch der Zeitpunkt der Bestäubung von Bedeutung ist. Vielleicht reifen und altern die B- und *l*-Samenanlagen im Fruchtknoten verschiedenartig, d. h. sie erreichen das Maximum des chemotropischen Anziehungsvermögens verschieden schnell und nicht zum gleichen Zeitpunkt und verlieren dieses auch wieder unterschiedlich. Dann könnte man verstehen, daß etwa bei den $B \cdot l \times I \cdot I$-Kreuzungen das eine Mal die $B \cdot I$ häufiger sind als die $l \cdot I$, das andere Mal es aber umgekehrt ist. Deshalb wurden 1952 und 1953 verschiedene Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung gemacht. Aufgezogen wurden sie jeweils im darauffolgenden Jahr. Über die Kreuzungen mit der *Oenothera Berteriana* ♀♀ wird nachfolgend berichtet.

Ich danke auch an dieser Stelle Frl. Laux und Frl. Dr. Kistner für ihre Mitarbeit, besonders auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die die Untersuchungen überhaupt erst ermöglichte.

1. Die Kreuzungen $B \cdot l_T \times hsc \cdot hsc$

Die *Oenothera scabra* (hsc · hsc) ist eine Homozygote nur mit hsc-Pollen. In diesen Kreuzungen können demnach nur $B \cdot hsc$ und $l_T \cdot hsc$ auftreten.

Für die Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden 10 Knospen am 24. 7. 52 vormittags kastriert. Bestäubt wurde am Nachmittag des gleichen Tages, also nach etwa 10 Stunden. 10 Knospen wurden am 25. 7. 52 nachmittags kastriert. Nach 12 Stunden wurde bestäubt, am Vormittag des nächsten Tages. Die Kreuzungen setzten durchweg gut an. Die 20 Kapseln (Ka) wurden ausgezählt, d. h. es wurde der Prozentsatz an großen Samen, bezogen auf den gesamten Kapsel-Inhalt, an geschrumpften Samen (die fast fehlten) und grobem Pulver in der üblichen Weise ermittelt. Die Kurve für die nach fallenden Werten angeordneten Prozentsätze der großen Samen zeigt Abb. 1. Wenn man bei dieser die Ka von den beiden Bestäubungstagen entsprechend markiert, sieht man, daß die Kreuzungen gleichmäßig gut angegangen sind. Irgendein Unterschied ist nicht zu erkennen. Auf die diesbezügliche Abbildung wurde verzichtet.

Die Anteile an großen Samen schwanken zwischen 54,9% und 40,8%. Folgende Durchschnittswerte wurden berechnet:

Ka 1—10: $M = 50{,}4\ \sigma \pm 2{,}3$ mM $\pm$ 0,72 Mw 1,63 (2,34)

Ka 11—20: $M = 44{,}2\ \sigma \pm 1{,}9$ mM $\pm$ 0,53 Mw 1,19 (1,72)

Für die Spätbestäubungen waren 10 Knospen ebenfalls am 24. 7. vormittags kastriert worden. Bestäubt wurde am 26. 7. vormittags, also nach 48 Std. Bei den Ka 1—10 von eben diesen Kreuzungen ist,

wie die Kurve der Abb. 1 zeigt, der Samenansatz schlechter als bei den Frühbestäubungen. Er beträgt 50,1—38,8%. Noch schlechter ist er bei den Ka 11—19: 27,4—13,5%. Die Knospen waren am 28. 7. vormittags kastriert worden. 5 davon wurden am 31. 7. nachmittags bestäubt, also nach etwa 80 Std (Ka 12, 13, 14, 15 und 17 der Abb. 1), 4 erst am 1. 8., also nach 96 Std (Ka 11, 16, 18 und 19). Die Petalen waren schon rotbraun gefärbt, wie das bei alten Blüten der Fall ist. Es ist überraschend, daß diese Kreuzungen überhaupt noch ansetzten. Die Samen befanden sich hauptsächlich in der oberen Hälfte der Ka, ein

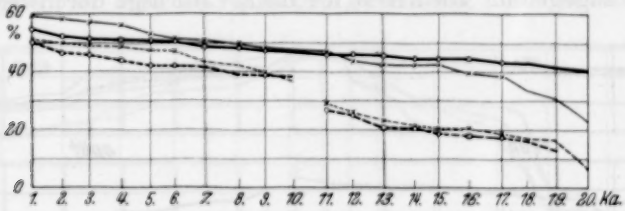


Abb. 1. Der Samenansatz (% große Samen) bei den Kreuzungen $B \cdot l_T \times hsc \cdot hsc$ —— früh, ---- spät; $B \cdot l_t \times hsc \cdot hsc$ —— früh, ----- spät

Hinweis darauf, daß sich innerhalb eines Fruchtknotens die Samenanlagen in verschiedenem Reifezustand befinden. Die Durchschnittswerte sind:

Ka 1—10: M = 43,2 $\sigma \pm$ 3,7 mM 1,16 Mw 2,62 (3,77)

Ka 11—19: M = 20,2 $\sigma \pm$ 4,3 mM 1,43 Mw 3,30 (4,80)

Die Unterschiede zwischen Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung sind mit 99% Wahrscheinlichkeit gesichert.

Die Samen von 16 Ka aus den Kreuzungen mit Frühbestäubung und 14 Ka aus solchen mit Spätbestäubung wurden ausgelegt. Welche Ka verwendet wurden ist aus der Abb. 1, in der sie bezeichnet sind, zu entnehmen, ebenso aus der Abb. 2, wo die Nummern der Ka angegeben sind. In dieser Abbildung sind die zugehörigen Prozente an großen Samen angegeben, und zwar bei der linken Kurve nach steigenden (für die Frühbestäubungen), in der rechten nach fallenden Werten (für die Spätbestäubungen) angeordnet. Die Samen keimten zu 99,4—95,7%, also sehr gut. Sämtliche Keimlinge wurden pikiert, 4813 bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung, 3174 bei denen mit Spätbestäubung. Der Ausfall war mit durchschnittlich 1%, bezogen auf den gesamten Kapsel-Inhalt, gering. Da die $B \cdot hsc$ und $l \cdot hsc$ schon in den Töpfen leicht ausgezählt werden konnten, war es möglich, so viele Kreuzungen aufzuziehen.

In der Abb. 2 sind unten die prozentualen Anteile an $B \cdot hsc$ und $l_T \cdot hsc$, wie üblich bezogen auf den gesamten Kapsel-Inhalt, für jede einzelne aufgezogene Kreuzung eingetragen. Aus den Kurven für die

Kreuzungen mit Frühbestäubung ist zu entnehmen, daß bald die B · hsc, bald die l_T · hsc überwiegen. Wird der Samenansatz höher, so nehmen die B · hsc und l_T · hsc entsprechend zu. Wir können die Höhe des Samenansatzes bzw. die Häufigkeit der B · hsc und l_T · hsc als Maß für das allmählich zunehmende chemotropische Anziehungsvermögen nehmen, das bei den B- und l_T-Samenanlagen unabhängig voneinander variiert. Deshalb sind es in einer Kreuzung mehr B · hsc als l · hsc, in einer anderen ist es umgekehrt. Bei den beiden oberen Kurven sind die prozentualen Anteile an B · hsc und l · hsc nach steigenden Werten geordnet angegeben. Die Kurve für die l_T · hsc liegt durchweg über der

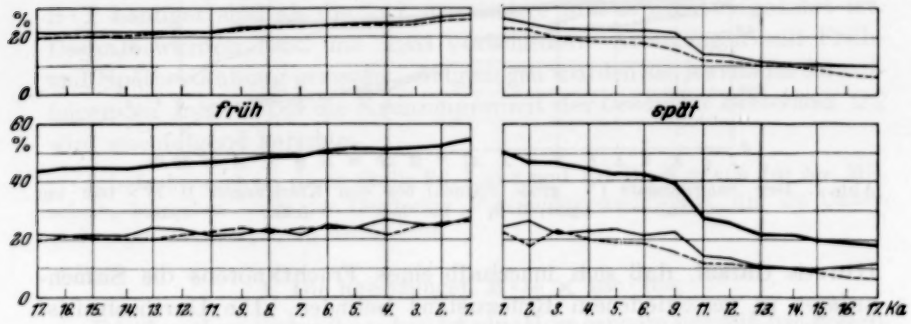


Abb. 2. B · l_T × hsc · hsc —— % große Samen, —— % l_T · hsc, ----- % B · hsc

für die B · hsc. Aber die Unterschiede sind zu gering, als daß sie statistisch zu sichern sind. Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung fällt nun auf, daß es immer — außer in einer Aufzucht — weniger B · hsc sind als l_T · hsc, so wie das auch sonst gefunden wurde. Die beiden oberen Kurven, bei denen wieder die prozentualen Anteile nach fallenden Werten angeordnet sind, zeigen, daß die unterschiedliche Häufigkeit, bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung nur angedeutet, bei denen mit Spätbestäubung viel ausgesprochener ist. Daraus kann man wohl den Schluß ziehen, daß die alternden B-Samenanlagen stärker als die l-Samenanlagen ihr chemotropisches Anziehungsvermögen einbüßen.

In der Kreuzung mit dem besten Samenansatz (bei Frühbestäubung) erreichen auch die l · hsc und B · hsc ihren höchsten Wert. Die l-Samenanlagen und B-Samenanlagen haben also wohl den maximalen Wert ihrer chemotropischen Anziehung erreicht. Wenn in den anderen Kreuzungen diese Werte nicht erreicht werden, so deshalb, weil bei ihnen die beiderlei Samenanlagen sich noch nicht bzw. nicht mehr in diesem optimalen Zustand befinden. Beziehen wir also die von den B · hsc bzw. l · hsc in den einzelnen Kreuzungen erreichten Werte auf diesen maximalen Wert von 27,5% l · hsc bzw. 25,9% B · hsc und setzen diese Werte je gleich 100%, so können wir direkt das jeweilige chemotropische

Anziehungsvermögen angeben, das die Samenanlagen in den einzelnen Kreuzungen besaßen (s. Abb. 3). Dabei zeigt sich nun einmal, daß in den Frühbestäubungen die Unterschiede in der Häufigkeit der B · hsc und l · hsc nur verhältnismäßig gering sind, doch sind immerhin die B · hsc durchgehend etwas häufiger. Wie können daraus wohl schließen, daß die B-Samenanlagen schneller reifen, d. h. ihren optimalen Wert der chemotropischen Anziehung erreichen, als die l-Samenanlagen.

Auffallend sind dagegen die Unterschiede bei den Spätbestäubungen. Jetzt sind die B · hsc deutlich viel weniger häufig als die l · hsc. Allerdings sehen wir bei diesen Kreuzungen gleichzeitig auch, daß sowohl die

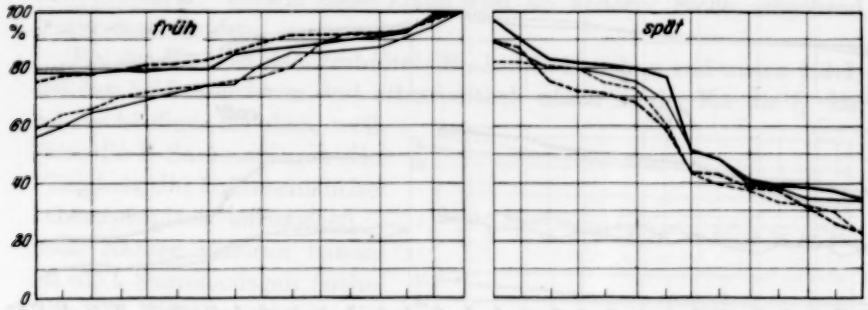


Abb. 3. Das Reifen und Altern der l_T-Samenanlagen der B · l_T ——, B-Samenanlagen der B · l_T - - - -, l_t-Samenanlagen der B · l_t ——, B-Samenanlagen der B · l_t - - - - -

Häufigkeit der l · hsc als auch die der B · hsc stark unter den Werten bei den Frühbestäubungen liegen. Daraus können wir also zunächst einmal ersehen, daß das Anziehungsvermögen der l-Samenanlagen und der B-Samenanlagen mit zunehmendem Alter abnimmt, weiter aber auch, daß die B-Samenanlagen schneller altern als die l-Samenanlagen.

2. Die Kreuzungen B · l_t × hsc · hsc

Bei der B · l_t mit ungetupften Petalen (bei der B · l_T sind diese getupft) ist das l_2-Chromosom mit dem Faktor T, der einen dunklen Fleck an der Basis der Blumenblätter bedingt, gegen das I_2-Chromosom der *Oenothera odorata* (v · I) ausgetauscht. Die Kreuzungen waren gemacht worden, um zu prüfen, ob etwa die Affinität l_t — hsc anders ist als die Affinität l_T — hsc.

Kastriert und bestäubt wurde zu den gleichen Zeiten, also bei den gleichen Außenbedingungen wie bei den B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden folgende Prozentsätze an großen Samen ermittelt (s. Abb. 1):

Ka 1—10: 58,9—47,9% i. D. 53,3% $\sigma \pm$ 4,2 mM $\pm$ 1,31 Mw 2,96 (4,25)
Ka 11—20: 47,3—23,1% i. D. 38,6% $\sigma \pm$ 7,3 mM $\pm$ 2,28 Mw 5,15 (7,41)

Die Werte für die Kreuzungen mit Spätbestäubung sind:
Ka 1—10: 50,5—37,4% i. D. 45,6% $\sigma \pm 4{,}7$ mM $\pm 1{,}47$ Mw 3,32 (4,77)
Ka 11—20: 29,1— 6,5% i. D. 20,0% $\sigma \pm 6{,}1$ mM $\pm 1{,}91$ Mw 4,31 (6,20)

Die Unterschiede zwischen den beiden Kreuzungsgruppen sind mit 95% Wahrscheinlichkeit gesichert.

Die Samen der in der Abb. 1 signierten und in der Abb. 4 angegebenen Ka wurden ausgelegt. Sie keimten zu 100—90,3%, also sehr gut. Die Ausfälle bei den insgesamt 4272 bzw. 3032 pikierten Keimlingen waren gering. Die prozentualen Anteile an B · hsc und l_t · hsc sind in der Abb. 4 eingetragen. Bald sind es mehr B · hsc, bald mehr l_t · hsc, dies-

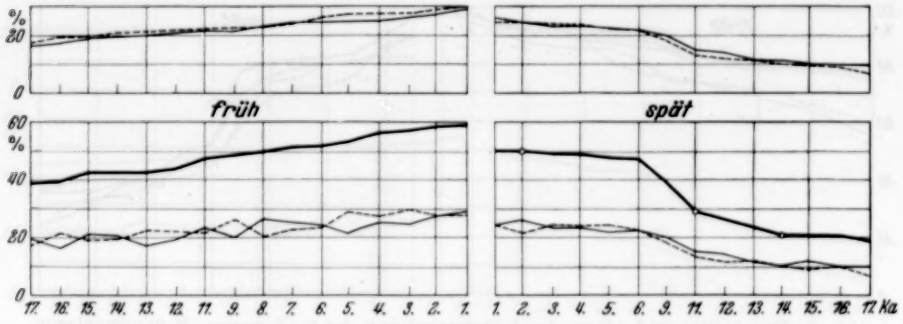


Abb. 4. B · l_t × hsc · hsc —— % große Samen, —— % l_t · hsc, ---- % B · hsc

mal auch bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung. Auch die oberen Kurven der Abb. 4 mit den nach steigenden bzw. fallenden Werten angeordneten Prozentsätzen zeigen, daß kaum ein Unterschied in der Häufigkeit der B · hsc und l_t · hsc vorhanden ist, auch nicht bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung.

Berechnet man wieder die Prozentsätze, jeweils bezogen auf den Höchstwert (29,9% B · hsc, 29,1% l · hsc), so wird aber doch erkennbar (Abb. 3), daß zwar die B- und l_t-Samenanlagen etwa gleich schnell reifen, daß die B-Samenanlagen aber doch etwas schneller altern, wenn die Unterschiede auch nicht so ausgesprochen sind wie bei den Kreuzungen mit B · l_T.

Daß das so ist, konnte noch auf andere Weise gezeigt werden. Die Samen aus der oberen (a) und unteren (b) Hälfte der Ka 2, 11 und 14 (in der Abb. 4 signiert) der Kreuzungen mit Spätbestäubung wurden getrennt ausgelegt. Allerdings konnte der Inhalt nicht genau halbiert werden; das zeigen die Zahlen für den Kapselinhalt (s. Tabelle 2).

Zunächst sehen wir, daß bei diesen Kreuzungen der Ansatz in der unteren Hälfte viel schlechter ist als in der oberen. Offenbar altern die Samenanlagen im Fruchtknoten nicht gleichzeitig, sondern von unten beginnend nach oben fortschreitend. Allerdings ist dabei nicht

Tabelle 2

Kapsel	Kapsel-inhalt	Große Samen	B · hsc	l · hsc	l · hsc : B · hsc
2a	415	241 (58,1%)	102	123	1,2:1
b	217	75 (34,6%)	32	38	1,2:1
11a	346	164 (47,4%)	75	84	1,1:1
b	328	32 (9,8%)	14	18	1,3:1
14a	290	129 (44,5%)	60	62	1,0:1
b	398	16 (4,0%)	5	11	2,2:1

ausgeschlossen, daß die Pollenschläuche fast nicht mehr bis nach unten durchwachsen. Gerade diese Frage wird an anderer Stelle eingehend besprochen werden.

Bei der Ka 2 ist das Verhältnis B · hsc : l · hsc oben und unten 1,2:1. Bei den beiden anderen sind offensichtlich unten in der Ka die l_t · hsc relativ häufiger als oben, weil eben die B-Samenanlagen die Fähigkeit, die Pollenschläuche chemotropisch anzuziehen, noch stärker verloren haben als die l_t-Samenanlagen (siehe Abb. 3). Sicher wären die Unterschiede bei den B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen noch größer gewesen.

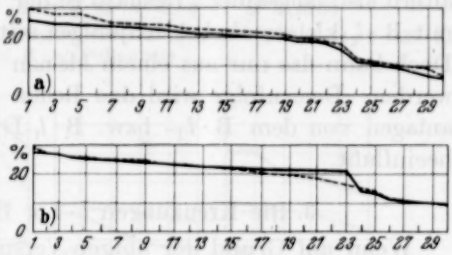


Abb. 5a u. b. a —— B · hsc aus B · l_T × hsc · hsc, ---- B · hsc aus Bl_t × hsc · hsc; b —— l_T · hsc aus B · l_T × hsc · hsc, - - - - l_t · hsc aus B · l_t × hsc · hsc

Vergleichen wir noch kurz die B · l_T × hsc · hsc- und die B · l_t × hsc · hsc-Kreuzungen miteinander. Bis etwa zur 10. Ka setzen die Kreuzungen mit B · l_t ♀ besser an (Abb. 1). Die Durchschnittswerte für die Ka 1—10 sind: 53,3% gegenüber 50,4% (Frühbestäubung), 45,6% gegenüber 44,2% (Spätbestäubung). Doch sind die Unterschiede statistisch nicht zu sichern. Hernach ist der Samenansatz gleich oder geringer. In den Abb. 5a und b sind die prozentualen Anteile für B · hsc, l_T · hsc und l_t · hsc aus den je 30 Kreuzungen mit B · l_T bzw. B · l_t ♀♀ nach fallenden Werten angeordnet eingetragen. Es ist auffallend, daß die B · hsc aus den B · l_t × hsc · hsc-Kreuzungen durchweg häufiger sind als die B · hsc aus den B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen. Demgegenüber sind die l_T · hsc und die l_t · hsc zumeist etwa gleich häufig.

Wie der Vergleich mit Abb. 1 zeigt, kommt der höhere Samenansatz jeweils bei den ersten 10 Ka der B · l_t × hsc · hsc-Kreuzungen durch eine Zunahme der B · hsc zustande, während man zunächst hätte erwarten können, daß die Affinitäten l_T — hsc und l_t — hsc verschieden sind, was aber sicher nicht der Fall ist. Genau das gleiche hat Richter bei ihren Kreuzungen gefunden.

In der Abb. 3 sind die Reifungs- und Alterungskurven der B- und l_T- bzw. l_t-Samenanlagen auf Grund der $B \cdot l_T \times$ hsc · hsc- und $B \cdot l_t \times$ hsc · hsc-Kreuzungen gezeichnet. Es muß noch einmal darauf hingewiesen werden, daß die Knospen für die Vergleichskreuzungen zur gleichen Zeit kastriert und bestäubt worden sind. Vergleicht man nun die Kurven, so sieht es ganz so aus, als ob die l_t- und B-Samenanlagen der $B \cdot l_t$ langsamer reifen als die B- und l_T-Samenanlagen der $B \cdot l_T$, liegen doch die beiden Kurven für jene anfänglich unter den entsprechenden für diese. Bei den Kurven für die Kreuzungen mit Spätbestäubung scheinen die l_t-Samenanlagen etwas rascher zu altern als die l_T-Samenanlagen. Die Kurve für die l_t- liegt fast durchweg unter der für die l_T-Samenanlagen. Demgegenüber behalten die B-Samenanlagen der $B \cdot l_t$, die die hsc-Schläuche auch besser anziehen als die B-Samenanlagen der $B \cdot l_T$, länger ihr chemotropisches Anziehungsvermögen. Sie altern also langsamer. Deshalb ist der Unterschied bei den Kreuzungen mit $B \cdot l_t$ kleiner als bei denjenigen mit $B \cdot l_T$ (vgl. auch Abb. 2 und 4). Doch kann das nur aus einem kleinen Bereich der Kurven entnommen werden. Demzufolge wird das Reifen und Altern derselben B-Samenanlagen von dem $B \cdot l_T$- bzw. $B \cdot l_t$-Diplonten in verschiedener Weise beeinflußt.

3. Die Kreuzungen $I \cdot I \times B \cdot l_T$ und $I \cdot I \times B \cdot l_t$

Wenn auf Grund der obigen Versuche die B- und l-Samenanlagen verschieden schnell altern — die B-Samenanlagen schneller als die l-Samenanlagen — so könnte das vielleicht auch bei den B- und l-Pollenkörnern der Fall sein. Deshalb wurden am 31. 7. folgende Kreuzungen gemacht:

$I \cdot I \times B \cdot l_T$ Pollen frisch
$I \cdot I \times B \cdot l_t$ Pollen frisch
$I \cdot I \times B \cdot l_T$ Pollen alt

Der alte Pollen war aus Antheren von Knospen entnommen, die 6 Tage in einer offenen Petrischale am Nordfenster gelegen hatten. Die Kurven für die Samenansätze zeigt Abb. 6.

Von den 20 $I \cdot I \times B \cdot l_T$-Kreuzungen (Pollen frisch) wurden 18 Ka ausgezählt (bei 2 Ka waren es zu wenig Samen). Die Prozentsätze an großen Samen schwankten von 56,3% bis zu nur 12,0%, also sehr stark. Im Durchschnitt waren es 45,9% große Samen. Die $I \cdot I \times B \cdot l_t$-Kreuzungen (Pollen frisch) setzten durchweg schlechter an. Bei 15 Ka wurden zwischen 53,5% und 12,4% große Samen gezählt, i. D. 39,4%. Aber der Unterschied ist statistisch nicht gesichert. Recht schlecht (Unterschied statistisch gesichert) setzten die Kreuzungen mit altem Pollen an. Hier waren es nur 17,8—1,2% große Samen.

Jeweils die Samen der ersten 6 Ka wurden ausgelegt. Sie keimten sehr gut; die Ausfälle waren gering. In der Abb. 7a sind die Prozentsätze an großen Samen der 6 Ka der $I \cdot I \times B \cdot l_t$-Kreuzungen (obere Kurve) und die prozentualen Anteile an $B \cdot I$ und $l_t \cdot I$ eingetragen, in der Abb. 7b die entsprechenden Werte für die $I \cdot I \times B \cdot l_T$-Kreuzungen. Abb. 7a zeigt, daß die $B \cdot I$ und $l_t \cdot I$ etwa gleich häufig sind (22,4—16,0 $B \cdot I$, i. D. 19,4%; 23,5—13,3 $l_t \cdot I$, i. D. 19,1%). Ganz anders ist es bei den $I \cdot I \times B \cdot l_T$-Kreuzungen. Die $B \cdot I$ sind hier weniger häufig:

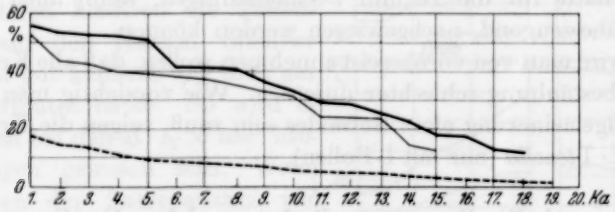


Abb. 6. Der Samenansatz bei den Kreuzungen —— $I \cdot I \times B \cdot l_T$, —— $I \cdot I \times B \cdot l_t$, ----- $I \cdot I \times B \cdot l_T$ (Pollen alt)

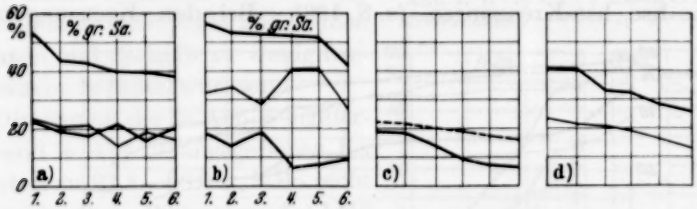


Abb. 7a—d. **a** $I \cdot I \times B \cdot l_t$: —— $B \cdot I$, —— $l_t \cdot I$; **b** $I \cdot I \times B \cdot l_T$ —— $B \cdot I$, —— $l_T \cdot I$; **c** $I \cdot I \times B \cdot l_T$ —— $B \cdot I$, $I \cdot I \times B \cdot l_t$ ----- $B \cdot I$; **d** $I \cdot I \times B \cdot l_T$ —— $l_T \cdot I$, $I \cdot I \times B \cdot l_t$ —— $l_t \cdot I$

18,9—6,5%, i. D. 12,4%. Dagegen sind es viel mehr $l_T \cdot I$ als $l_t \cdot I$ (40,9—25,9%, i. D. 33,8%). Die Abnahme der $B \cdot I$ in den $I \cdot I \times B \cdot l_T$-Kreuzungen wird folgendermaßen erklärt: die l_t- und B-Schläuche wachsen gleich schnell herunter; die Affinitäten $I — B$ und $I — l_t$ sind bei diesen Kreuzungen nicht verschieden. Demzufolge werden gleich viel I-Samenanlagen durch die B- wie durch die l_t-Schläuche befruchtet. Dagegen wachsen bei den Kreuzungen mit $B \cdot l_T$ ♂ die l_T-Schläuche schneller als die B-Schläuche, die in der Konkurrenz um die I-Samenanlagen schlechter abschneiden. Deshalb sind, wie die Abb. 7c mit den nach fallenden Werten angeordneten Prozentsätzen zeigt, die $B \cdot I$ in $I \cdot I \times B \cdot l_T$ weniger häufig als in $I \cdot I \times B \cdot l_t$. Daß die Affinität $I — l_T$ größer ist als $I — l_t$ kann vermutet werden (s. Abb. 7d). Da aber die Unterschiede im Samenansatz nicht gesichert sind, bleibt die Frage offen.

Ganz anders sind die Ergebnisse bei der Verwendung von altem Pollen der $B \cdot l_T$. Es fällt auf, daß bei den 6 aufgezogenen Kreuzungen die $B \cdot I$ völlig fehlen. Es wurden nur noch 14,6—7,0% $l_T \cdot I$, i. D. 9,3%

gezählt. Ob die B-Pollenkörner überhaupt nicht mehr gekeimt haben oder ob die B-Schläuche auf die chemotropisch wirksamen Stoffe der I-Samenanlagen nicht mehr reagierten, kann nicht gesagt werden, ebenso nicht, ob der geringe Samenansatz dadurch bedingt ist, daß die l_T-Körner schlecht keimten und deshalb zu wenig l_T-Schläuche herunterwuchsen. Es ist aber auch möglich, daß die l_T-Schläuche aus altem Pollen weniger reaktionsfähig sind. Jedenfalls ist aber sicher nachgewiesen, daß die B-Pollenkörner schneller altern und absterben als die l_T-Pollenkörner. Gleiches hatte für die B- und l-Samenanlagen, wenn auch vielleicht weniger überzeugend, nachgewiesen werden können.

Nun wird man von vornherein annehmen wollen, daß alle Kreuzungen mit Spätbestäubung schlechter ansetzen. Wie vorsichtig man aber mit der Verallgemeinerung eines Befundes sein muß, zeigen die Kreuzungen mit der v · I *tenella* (nur mit I-Pollen).

4. Die Kreuzungen B · l_T × v · I *tenella* (I)

Die Kreuzungen waren zur gleichen Zeit gemacht worden wie die B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen (s. S. 138). Bei den Kreuzungen mit

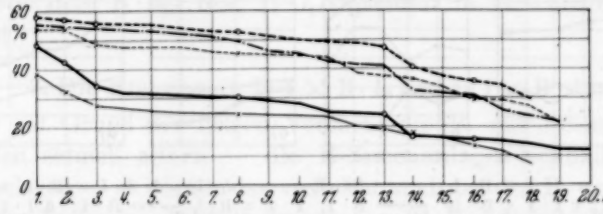


Abb. 8. Der Samenansatz bei den Kreuzungen B · l_T × v · I *tenella* (I) —— früh, ----- spät; B · l_t × v · I *tenella* (I) —— früh; ---- spät; B · l_T × v · I *tenella* (I) —·—·— 15.—20. 7.

Frühbestäubung schwanken die Prozentsätze an großen Samen von 48,5% bis nur 12,1% (Abb. 8). Dabei ist es nicht so, daß die Kreuzungen vom 24. 7. anders angesetzt hatten als die vom 26. 7. Folgende Durchschnittswerte wurden berechnet:

Ka 1—10: 33,9% $\sigma \pm 6{,}5$ mM $\pm 2{,}03$ Mw $\pm 4{,}58$ (6,59)
Ka 11—20: 17,6% $\sigma \pm 5{,}2$ mM $\pm 1{,}63$ Mw $\pm 3{,}68$ (5,29)

Die Kreuzungen mit Spätbestäubung setzten viel besser an (Abb. 8). Die Ka 14—18 stammen von den Kreuzungen vom 1. 8.; es wurde 96 Std nach der Kastration bestäubt. Hier waren die Samenanlagen stark überaltert. Gezählt wurden 58,2—29,7% große Samen. Die Durchschnittswerte sind:

Ka 1—10: 54,4 $\sigma \pm 2{,}6$ mM $\pm 0{,}81$ Mw $\pm 1{,}83$ (2,65)
Ka 11—18: 40,5 $\sigma \pm 7{,}5$ mM $\pm 2{,}68$ Mw $\pm 6{,}35$ (9,40)

Die Unterschiede gegenüber den Frühbestäubungen sind mit 99% Wahrscheinlichkeit gesichert.

In der Abb. 8 ist noch die Kurve für den Samenansatz von den B · l_T × v · I *tenella* (I)-Kreuzungen gezeichnet, die am 15. 7., 18. 7. und 20. 7. in der üblichen Weise gemacht worden waren, d. h. es war bestäubt worden, wenn die Narbenschenkel der kastrierten, eingebeutelten Blüten spreizten und viel Sekret ausgeschieden hatten. Offenbar sind die Bedingungen trotzdem noch nicht optimal, denn es sind die Samenansätze durchweg geringer als bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung. Bei letzteren konnten die Pollenkörner auf den Narben offenbar noch sehr gut keimen, was man gar nicht vermutet hätte. So wird es wohl auch bei den B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen gewesen sein. Wenn bei diesen der Samenansatz viel schlechter war, so kann das wohl nicht daher kommen, daß die hsc-Pollenkörner nicht mehr gut keimen konnten und deshalb zu wenig hsc-Schläuche herunterwuchsen.

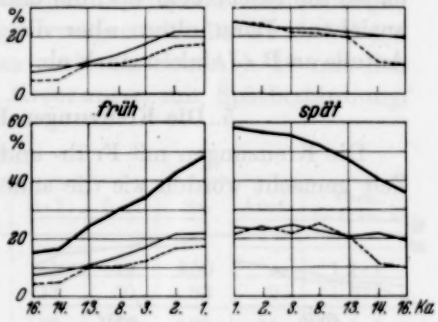


Abb. 9. B · l_T × v · I *tenella* (I) ——— % große Samen, ——— % l_T · I ---- % B · I

Die Samen der in Abb. 8 signierten und in Abb. 9 angegebenen Ka keimten zu 97,8—86,7%, also recht unterschiedlich. Pikiert wurden 1445 und 2306 Keimlinge. Leider waren die Ausfälle verhältnismäßig groß; sie lagen zwischen 1,7 und 6,5%, bezogen auf den ganzen Kapselinhalt. Nichts weist aber darauf hin, daß von den in diesen Kreuzungen auftretenden B · I und l_T · I die eine Form stärker betroffen wurde als die andere. Die prozentualen Anteile für die einzelnen Aufzuchten sind in Abb. 9 unter den Kurven für die Samenansätze eingetragen. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung sind die B · I durchweg weniger häufig als die l_T · I (B · I: 4,8—17,3%, l_T · I: 7,8—21,8%). Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung sind es in 2 von 7 Kreuzungen mehr B · I wie l · I. In den anderen überwiegen wieder die l · I. Ordnen wir nach fallenden Werten, so können wir aus den entsprechenden Kurven das nämliche erkennen. In Abb. 10 sind die Reifungs- und Alterungskurven für die B- und l-Samenanlagen gezeichnet. Die Werte für diese wurden berechnet wie oben beschrieben. Die l_T-Samenanlagen ziehen erst die I-Schläuche nicht gut an, aber immer noch besser als die

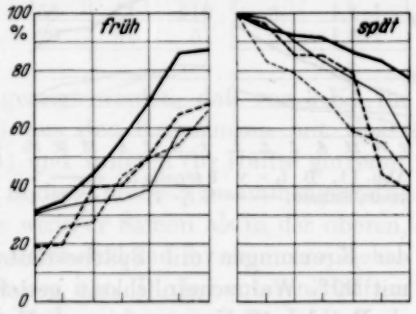


Abb. 10. Das Reifen und Altern der l_T-Samenanlagen der B · l_T ———, B-Samenanlagen der B · l_T ----, l_t-Samenanlagen der B · l_t ———, B-Samenanlagen der B · l_t ----

B-Samenanlagen, die später reifen. Dieser Unterschied bleibt offenbar längere Zeit erhalten. Einen besseren Einblick in diese verwickelten Vorgänge bekäme man wohl, wenn man die Samen aus dem unteren, mittleren und oberen Drittel getrennt auslegen würde.

Jedenfalls erreichen — durch die Kreuzungen mit Spätbestäubung erfaßt — die *l*- und B-Samenanlagen verhältnismäßig spät den Zustand, da sie die I-Schläuche optimal und jetzt auch gleich gut chemotropisch anziehen. Dann altern aber die B-Samenanlagen schneller, und die Anteile an B · I sinken stark ab.

5. Die Kreuzungen B · l_t × v · I *tenella* (I)

Die Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung waren zur gleichen Zeit gemacht worden wie die anderen. Während die B · l_t × hsc · hsc-Kreuzungen z. T. besser angesetzt hatten als die B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen, ist es hier umgekehrt. Wie die Abb. 8 zeigt, liegen die Kurven für die Kreuzungen mit B · l_t bis auf 2 Ausnahmen unter denen der Kreuzungen mit B · l_T. Bei denjenigen mit Frühbestäubung ist aber der Unterschied nicht statistisch gesichert. Trotzdem wird man nicht annehmen dürfen, daß er nur zufälligerweise so ausgesprochen vorhanden ist. Bei den Ka 1—10 der Kreuzungen mit Spätbestäubung dagegen sind die Unterschiede mit 99% Wahrscheinlichkeit gesichert.

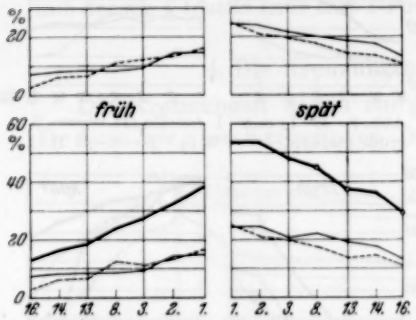


Abb. 11. B · l_t × v · I *tenella* (I) ——— % große Samen, ——— % l_t · I, ------ % B · I

Bei den 18 Kreuzungen mit Frühbestäubung haben wir 38,6—7,2% große Samen. Folgende Durchschnittswerte wurden erhalten:

Ka 1—10: M = 27,3 σ ± 4,7 mM ± 1,47 Mw ± 3,32 (4,77)

Ka 11—18: M = 16,0 σ ± 5,2 mM ± 1,86 Mw ± 4,40 (6,52)

Die Kreuzungen mit Spätbestäubung setzten wieder viel besser an. Die Einzelwerte schwanken zwischen 53,9 und 21,0% großer Samen. Die Durchschnittswerte sind:

Ka 1—10: M = 48,0 σ ± 3,4 mM ± 1,06 Mw ± 2,39 (3,44)

Ka 11—19: M = 33,1 σ ± 7,0 mM ± 2,33 Mw ± 5,38 (7,82)

Die Unterschiede zwischen beiden Kreuzungsgruppen sind statistisch gesichert. Die Samen von je 7, in der Abb. 8 signierten und in Abb. 11 angegebenen Ka wurden ausgelegt. Sie keimten (bis zu 96,7%) im allgemeinen gut, gelegentlich auch schlechter (zu nur 82,4%). Die Ausfälle betrugen 1,4—6,5%, bezogen auf den Kapselinhalt. Durch die unterschiedliche Keimung und die verschieden großen Ausfälle wird die

Auswertung der Kreuzungs-Ergebnisse und der Vergleich mit dem Samenansatz erschwert.

Die prozentualen Anteile der B · I und l_t · I sind in der Abb. 11 angegeben. In den Kreuzungen mit Frühbestäubung sind es bei geringem Samenansatz erst weniger B · I als l_t · I. Hernach ist es eher umgekehrt. In den Kreuzungen mit Spätbestäubung sind es bei 2 Ka etwa soviel B · I wie l_t · I, sonst aber immer weniger. Bei den B-Samenanlagen nimmt das chemotropische Anziehungsvermögen schneller ab als bei den *l*-Samenanlagen. Wir entnehmen das auch aus der Abb. 10 mit den Reifungs- und Alterungskurven der Kreuzungen mit Spätbestäubung.

Tabelle 3

Kapsel	Kapsel-inhalt	Große Samen	Gek.	B · I	l_t · I	Sa.	Ausf.	Verh. l · I : B · I
8a	280	162 (57,8)	154 (95,7)	71	79	150	4	1,1 : 1
b	293	97 (33,1)	92 (94,8)	33	50	83	9	1,5 : 1
13a	338	154 (45,6)	149 (96,7)	67	71	138	11	1,1 : 1
b	340	101 (29,7)	96 (96,9)	29	60	89	7	2,1 : 1
16a	372	135 (36,3)	125 (96,6)	56	63	119	6	1,1 : 1
b	313	68 (21,7)	56 (82,4)	20	31	51	5	1,6 : 1

Das konnte auch noch dadurch gezeigt werden, daß von 3 Ka (in der Kurve der Abb. 11 gezeichnet) aus den Kreuzungen mit Spätbestäubung die Samen der oberen (a) und unteren (b) Hälfte getrennt ausgelegt wurden. Die Befunde sind in der Tabelle 3 zusammengestellt. Wieder sind es in der unteren Hälfte weniger Samen als in der oberen, weil dort die Samenanlagen stärker gealtert sind und ihr chemotropisches Anziehungsvermögen stärker nachgelassen hat. In den unteren Hälften sind es, wie die Verhältniszahlen angeben, viel weniger B · I als l_t · I. In den oberen Hälften ist das Verhältnis immer 1,1 : 1, obwohl doch die Prozentsätze großer Samen von 57,8 auf 36,3 % absinken. Verständlich ist das nicht recht. Wenn in der Aufzucht aus Samen der unteren Hälfte der Ka 16 das Verhältnis 1,6 : 1 ist gegenüber 2,1 : 1 bei der Ka 13, so deshalb, weil jetzt auch die *l*-Samenanlagen stark überaltert sind. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung sind es vermutlich zunächst weniger B · I als l · I, weil die B-Samenanlagen später als die *l*-Samenanlagen die Pollenschläuche chemotropisch anzuziehen vermögen. Aber offenbar holen die bald auf, so daß soviel B · I wie l_t · I entstehen. Hernach altern aber die B-Samenanlagen schneller, und es überwiegen wieder die l_t · I.

Vergleichen wir nun die Kreuzungen B · l_T × (I) und B · l_t × (I) miteinander. Die Abb. 8 zeigt, daß bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung diejenigen mit B · l_t schlechter ansetzen. In der Abb. 12

sind die Samenansätze je der Ka 1, 2, 3 und 8 eingetragen, deren Samen ausgelegt worden waren. Wieviel B · I und l_T · I bzw. l_t · I in den entsprechenden Aufzuchten aufgetreten sind, ist aus den unteren Kurven zu entnehmen. Es ist offenkundig, daß in den Kreuzungen mit B · l_T und B · l_t die B · I nahezu gleich häufig sind, daß es aber weniger l_t · I als l_T · I sind. Deshalb ist also der Samenansatz geringer. Betrachten wir nun die Abb. 10 mit den sog. Reifungskurven, so sehen wir, daß die Kurven für die B · I bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung, sowohl bei denjenigen mit B · l_T wie mit B · l_t bei 11,4 bzw. 20% beginnend, die Werte 66,5 und 68,4% erreichen. Der Kurvenverlauf ist ungefähr derselbe. Das bedeutet, daß die B-Samenanlagen sowohl bei der B · l_T wie auch bei der B · l_t gleich schnell reifen.

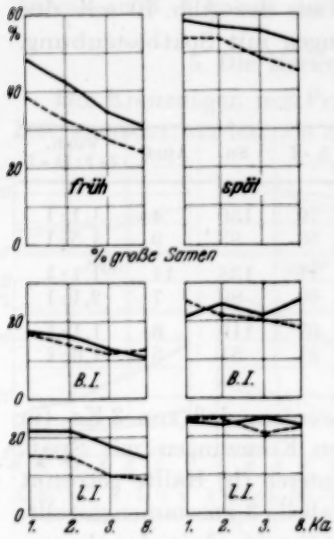


Abb. 12. Vergleich der Kreuzungen mit Erklärung im Text. —— B · l_T ♀, ----- B · l_t ♀

Anders ist es bei den l_T- und l_t-Samenanlagen. Die Reifungskurve für die l_T-Samenanlagen beginnt bei 31,2% und steigt steil auf bis 87,2%. Bei den l_t-Samenanlagen ist der Ausgangspunkt auch 30,5%, aber der Höchstwert ist nur 60,6%. Die l_t-Samenanlagen sind erst in der Reife wie die l_T-Samenanlagen den B-Samenanlagen voraus. Die l_t-Samenanlagen reifen aber weiterhin langsamer als die l_T-Samenanlagen. Auch bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung setzen diejenigen mit B · l_t schlechter an (Abb. 12 rechts). Aber die 4 Aufzuchten aus den Samen der Ka 1, 2, 3 und 8 gaben keinen Aufschluß darüber, ob die Abnahme des Samenansatzes auf Kosten der l_t · I geht. Bei den Aufzuchten aus Samen je der Ka 1 und 2 hatten die Samen unterschiedlich gekeimt, und die Ausfälle waren verschieden groß. So war nicht festzustellen, auf wessen Kosten der schlechte Samenansatz bei den Kreuzungen mit B · l_t geht. Bei den anderen beiden ist der geringere Samenansatz durch eine Abnahme der l_t · I bei Ka 3 (Abb. 12), bei Ka 8 aber der B · I bedingt.

Vergleichen wir noch die Kurven für das Altern der Samenanlagen (Abb. 10), so sehen wir, daß bei den B-Samenanlagen der B · l_T die Kurve auf 38,7%, der B · l_t auf 43,7% absinkt. Der Unterschied ist nicht groß. Allerdings ist das Absinken bei den B-Samenanlagen der B · l_t gleichmäßiger als bei denjenigen der B · l_T. Die Kurve für die l_T-Samenanlagen sinkt auf 77,2% ab, die für die l_t-Samenanlagen aber auf 55,0%. Das würde bedeuten, daß die l_t-Samenanlagen schneller altern als die l_T-Samenanlagen. Dies langsamere Reifen und schnellere Altern der

l_t-Samenanlagen wäre demnach daran schuld, daß die Kreuzungen mit B · l_t ♀ schlechter ansetzen. Bemerkenswert ist dabei, daß die Höchstwerte für die l_T · I und l_t · I dieselben sind: 25,0% und 24,9%. Die l_T- und l_t-Samenanlagen ziehen die I-Schläuche optimal gleich gut an.

6. Vergleich der B · l × hsc · hsc- und B · l × v · I *tenella* (I)-Kreuzungen

Die seither besprochenen Untersuchungen haben ergeben, daß bei den B · l × hsc · hsc-Kreuzungen diejenigen mit Spätbestäubung schlechter ansetzen als die mit Frühbestäubung. Bei den B · l × v · I *tenella* (I)-Kreuzungen war es gerade umgekehrt gewesen. Es muß versucht werden, hierfür eine Erklärung zu geben.

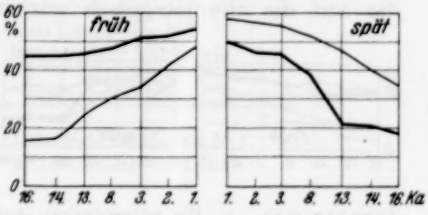


Abb. 13. Der Samenansatz bei den Kreuzungen B · l_T × hsc · hsc ——, B · l_T × v · I *tenella* (I) ——

Man könnte den Vergleich an Hand der seither besprochenen Abbildungen durchführen. Aber das wäre umständlich und außerdem dadurch erschwert, daß von den B · l × hsc · hsc-Kreuzungen viel mehr aufgezogen wurden. Deshalb wurden entsprechend den Kreuzungen mit v · I *tenella* von den hsc · hsc-Kreuzungen diejenigen mit den Kapsel-Nummern 1—3, 9, 13, 14 und 16 ausgewählt. Ka 9 mußte genommen werden, weil Ka 8 bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung nicht verwendet worden war. Aber das ist bedeutungslos.

Es werden nur die Kreuzungen mit B · l_T ♀ verglichen. In der Abb. 13 sind die Prozentsätze an großen Samen eingetragen.

Bei den B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen mit Frühbestäubung sind es 44,8—54,8% großer Samen, bei B · l_T × v · I *tenella* mit 15,5 bis 48,5% großer Samen aber durchweg weniger. Demgegenüber ist es bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung gerade umgekehrt. Gezählt wurden bei den Kreuzungen B · l_T × v · I *tenella* 58,2—35,8% großer Samen, bei den Kreuzungen B · l_T × hsc · hsc 50,1—18,7%.

Nun ist die Höhe des Samenansatzes zunächst einmal abhängig vom chemotropischen Anziehungsvermögen der B- und l_T-Samenanlagen, das je nach deren Reife- und Alterszustand verschieden ist. Da bei den Vergleichskreuzungen zur gleichen Zeit kastriert und bestäubt worden war, werden sich die Samenanlagen etwa in dem gleichen Zustand befunden haben. Demzufolge können die großen Unterschiede im Samenansatz nur durch eine verschiedene Reaktionsfähigkeit der hsc- und I-Schläuche zustande gekommen sein. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung werden die hsc-Schläuche von den Samenanlagen besser chemotropisch angezogen als die I-Schläuche. Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung ist es auffallenderweise gerade umgekehrt.

In den Kurven der Abb. 14a sind die Prozentsätze der B · hsc und l_T · hsc bzw. B · I und l_T · I in den einzelnen Aufzuchten eingetragen. Bei den B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen mit Frühbestäubung haben wir die üblichen unabhängigen Schwankungen. Bald überwiegen die B · hsc, bald die l_T · hsc. In der Abb. 14b sind die Prozentsätze für diese nach fallenden Werten angeordnet. Durchweg sind die l_T · hsc häufiger, aber der Unterschied ist zu gering, als daß er zu berücksichtigen wäre. Entsprechend dem geringeren Samenansatz bei den B · l_T × v · I *tenella*-Kreuzungen sind die B · I und l_T · I weniger häufig als die B · hsc und l_T · hsc. Die I-Schläuche werden schlechter chemotropisch angezogen als die auf die chemotropisch wirksamen Stoffe der B- und l_T-Samen-

Abb. 14a u. b. a Die prozentualen Anteile in den Aufzuchten aus den Samen der angegebenen Kapseln; ——— l_T · hsc, ----- B · hsc, ——— l_T · I, ---- B · I; b nach fallenden Werten geordnet

anlagen besser reagierenden hsc-Schläuche. Aber — und das ist bemerkenswert — die B · I sind durchweg weniger häufig als die l_T · I. Die B- und l_T-Samenanlagen ziehen die I-Schläuche verschieden gut an. Bei den hsc-Schläuchen war das nicht der Fall oder höchstens nur angedeutet.

In den Kreuzungen mit Spätbestäubung hatten die B · l_T × v · I *tenella*-Kreuzungen besser angesetzt als die B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen. Demnach konnte man erwarten, daß die B · I und l · I häufiger sind als die B · hsc und l · hsc. In den Aufzuchten aus den Samen der Ka 13—18 ist das der Fall (Abb. 14a); aber auch da sind die Unterschiede kleiner als diejenigen im Samenansatz. Das ist auch bei den ersten 3 Aufzuchten der Fall. Wodurch das bedingt ist, zeigt die nachfolgende Zusammenstellung. (Tabelle 4).

Die Samen der B · l_T × (I)-Kreuzungen hatten schlechter gekeimt, und die Ausfälle waren größer. Deshalb sind es weniger B · I und l · I gewesen als B · hsc und l · hsc, obwohl der Samenansatz um 8,1% höher

Tabelle 4

Kreuzungen	Kapsel	Große Samen %	Gekeimt %	B %	l %	Sa.	Differenz große Samen %
B · l_T × hsc · hsc	1	50,1	48,4 (96,6)	22,7	24,4	47,1	3,0
B · l_T × (I)	1	58,2	49,9 (86,7)	21,6	23,9	45,5	12,7

gewesen war. Bei der Abb. 14a sind wieder die großen Schwankungen auffallend. Trotzdem ließe sich das ablesen, was die Abb. 14b für die Kreuzungen mit Spätbestäubung zeigt. Die B · I und l · I sind in 5 von 7 Kreuzungen etwa gleich häufig, dann aber sind es viel weniger B · I als l · I. Demgegenüber sind in den ersten 4 Kreuzungen die B · hsc weniger häufig als die l · hsc. Hernach gleicht sich der Unterschied aus.

Numerieren wir die 14 Kreuzungen durch (s. Abb. 14b), so ergibt sich:

Tabelle 5

1—7	8—11
B · hsc so häufig wie l · hsc B · I weniger häufig als l · I	B · I so häufig wie l · I B · hsc weniger häufig als l · hsc
12	**13—14**
B · I so häufig wie l · I B · hsc so häufig wie l · hsc	B · I weniger häufig als l · I B · hsc so häufig wie l · hsc

Dabei ist noch zu beachten, daß entsprechend dem besseren Ansetzen die B · I und l · I bei den B · l_T × (I)-Kreuzungen mit höchstem Samenansatz wohl häufiger sind als die B · hsc und l · hsc bei den entsprechenden B · l_T × hsc · hsc-Kreuzungen. Allerdings hatte das aus angegebenen Gründen durch die Aufzuchten nicht erfaßt werden können.

Wie ist nun der unterschiedliche Ausfall der Kreuzungen zu erklären? Alle seitherigen Untersuchungen lassen vermuten, daß die hinsichtlich der Eizelle (des Embryosacks) verschieden konstituierten Samenanlagen verschiedene chemotropisch wirksame Stoffe produzieren, in unserem Fall die B-Samenanlagen kurz gesagt B-Stoffe, die l-Samenanlagen l-Stoffe.

Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung ist die Konzentration der beiden in einem verhältnismäßig weiten Bereich ausreichend, um die stärker reaktionsfähigen hsc-Schläuche gleich gut chemotropisch anzuziehen. Deshalb sind es fast so viel B · hsc wie l · hsc. Für die weniger reaktionsfähigen I-Schläuche ist die Konzentration, besonders anfänglich, noch zu gering. Sie werden schlechter chemotropisch angezogen. Deshalb ist der Samenansatz in den B · l × (I)-Kreuzungen geringer, und die Kurve für diesen steigt steiler auf als bei den B · l × hsc · hsc-Kreuzungen. Aber die I-Schläuche reagieren auf die B-und l-Stoffe verschieden. Von den B-Stoffen werden sie schlechter angezogen. Die Konzentration der B- und l-Stoffe nimmt zu. Deshalb werden die weniger reaktionsfähigen I-Schläuche immer besser chemotropisch angezogen, und es setzen deshalb die Kreuzungen mit Spätbestäubung am besten an, auch im Vergleich mit den B · l × hsc · hsc-Kreuzungen. Bezeichnenderweise sind in diesem Fall die B · I so häufig wie die l · I,

wie das ja auch bei den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen mit Frühbestäubung der Fall gewesen war. Für die empfindlicheren hsc-Schläuche ist die optimale Konzentration der B- und *l*-Stoffe überschritten; sie werden insgesamt schlechter chemotropisch angezogen, dabei von den B-Stoffen schlechter als von den *l*-Stoffen. Bei noch zunehmender Konzentration in den alternden Blüten sinkt der Samenansatz weiter ab. Der Unterschied zwischen den B- und *l*-Stoffen wird von den hsc-Schläuchen nicht mehr empfunden, wohl aber von den I-Schläuchen, für die das Optimum jetzt auch überschritten ist, wie zuvor für die hsc-Schläuche.

Wenn diese Erklärung richtig ist, so müßten bei noch früherer Bestäubung die B · *l* × (I)-Kreuzungen entweder gar nicht mehr ansetzen, oder bei wenigen Samen nur noch *l* · I auftreten. Auch bei den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen wäre der Samenansatz schlechter, und in den Aufzuchten wären die *l* · hsc häufiger als die B · hsc. Würde noch später bestäubt als in diesen Versuchen — ob das möglich ist, bleibt fraglich —, würden vermutlich die B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen nicht mehr ansetzen. In den B · *l* × I · I-Kreuzungen würden aber bei geringem Samenansatz die *l* · I und B · I wieder gleich häufig sein.

Bei dieser Deutung der Versuche ist eine noch nicht bewiesene Annahme gemacht, nämlich die, daß bei weiterer Zunahme der von den Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe über die optimale Konzentration hinaus die Pollenschläuche wieder schlechter angezogen werden. Sie könnte vielleicht bei *Tazetta* nachgeprüft werden, bei der die chemotropische Anziehung der Pollenschläuche durch die Samenanlagen besonders gut zu sehen ist (Schneider 1956). Es wäre auch denkbar, daß die B- und *l*-Stoffe verschieden schnell in B′- und *l*′-Stoffe umgewandelt werden, auf die die I- und hsc-Schläuche wieder verschieden reagieren. Da wir davon gar nichts wissen, soll die Möglichkeit nur angedeutet werden.

7. Die Kreuzungen B · l_T × B · II

Nachdem sich ergeben hatte, daß die B · *l* × v · I *tenella*-Kreuzungen mit Spätbestäubung besser angesetzt hatten als die gleichen Kreuzungen mit Frühbestäubung, bei den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen es aber umgekehrt gewesen war, sollte geprüft werden, ob bei anderen Kreuzungen Entsprechendes festzustellen ist. Deshalb wurden im Jahre 1953 die Kreuzungen hergestellt, die nachfolgend besprochen werden. Sie wurden im Jahre 1954 aufgezogen. Es wurden 156 Ka ausgezählt und 10824 Keimlinge pikiert.

Die B · II ist eine halbheterogame Komplexheterozygote, bei der durch den Pollen nur der B-Komplex der *Oe. Berteriana* (B · *l*) übertragen wird. Pollenschlauchkonkurrenz ist damit ausgeschlossen, wie übrigens auch in den anderen Kreuzungen. Es entstehen nur B · *l* und B · B,

wobei letztere absterben. Sie stecken in den tauben Samen. Für die Frühbestäubungen wurden 20 Knospen am 16. 7. von 15—16 Uhr kastriert; bestäubt wurde am 17. 7. um 9 Uhr, also nach 17—18 Std. Für die Spätbestäubung waren die 20 Knospen bereits am 14. 7. von 10—11 Uhr kastriert worden. Bestäubt wurde am 17. 7. um 8 Uhr, 69—70 Std später. Alle Kreuzungen waren also zu etwa demselben Zeitpunkt gemacht worden und sind demzufolge vergleichbar.

Von den Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden 19 Ka ausgezählt; bei einer war der Samenansatz zu schlecht. Die Prozentsätze an großen Samen schwanken zwischen 45,5 und 22,3% (Abb. 15). Für die Ka 1—10

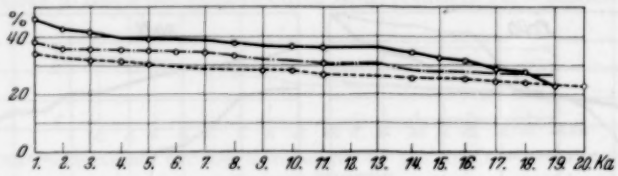


Abb. 15. Der Samenansatz bei den Kreuzungen B · *l* × B · II; —— früh, ---- spät, —·—·— Richter

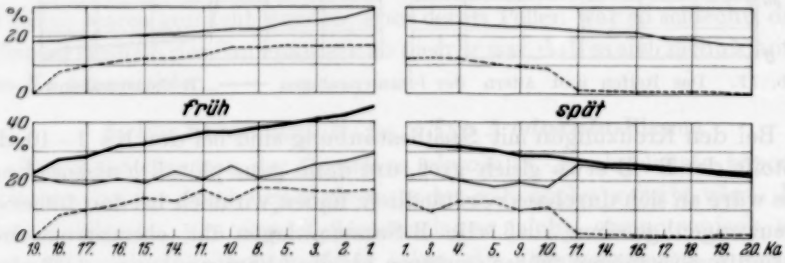


Abb. 16. B · *l* × B · II —— % große Samen, —— % *l* · B, ---- % B · B

ist der Durchschnitt 39,7%, für die Ka 11—19 31,7%. Die Anteile an geschrumpften Samen und dem groben Pulver sind gering und können vernachlässigt werden. Das gilt auch für die nachfolgenden Kreuzungen.

Die 20 Kreuzungen mit Spätbestäubung setzten mit 33,7—22,7% großer Samen (Ka 1—10 30,2% i. D., Ka 11—20 22,7% i. D.) schlechter an. Von Richter waren die gleichen Kreuzungen, allerdings an verschiedenen Tagen und 24—39 Std nach der Kastration, gemacht worden. Gezählt wurden 38,0—26,3% große Samen (Ka 1—10 34,5% i. D., Ka 11—19 28,0% i. D.). Die Abb. 15 zeigt, daß der Samenansatz hier zwischen dem der Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung liegt. Bei Kreuzungen mit B · II ♂ empfiehlt es sich demnach, recht bald nach der Kastration zu bestäuben.

Die Ka, deren Samen ausgelegt wurden, sind in der Abb. 15 bezeichnet und in der Abb. 16 angegeben. Da die B · B als Embryonen

absterben, sind die Keimlinge nur B · *l*. Die B · B waren in den tauben Samen enthalten. In einigen wenigen mögen auch aus irgendwelchen Gründen abgestorbene B · *l*-Embryonen gesteckt haben. Aber erfahrungsgemäß sind das so wenig, daß die Zahl an tauben Samen gleichgesetzt werden kann mit der Häufigkeit der B · B. In der Abb. 16 sind die Anteile der B · *l* und B · B für die einzelnen Aufzuchten eingetragen.

Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung sehen wir, daß es bei den Ka 19—16 mit den wenigsten Samen nur wenig B · B sind, während die B · *l* nicht so selten sind. Beide nehmen dann mit den üblichen, von einander unabhängigen Schwankungen zu.

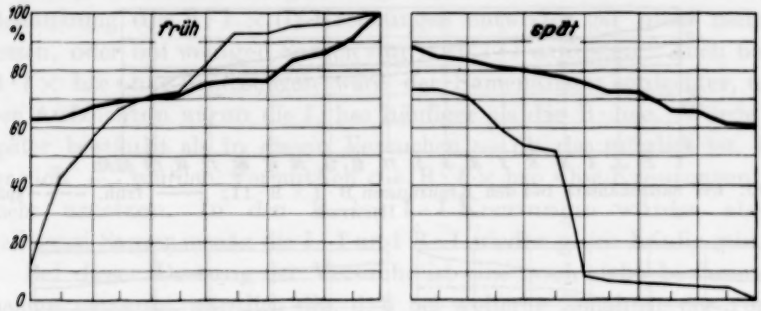


Abb. 17. Das Reifen und Altern der *l*-Samenanlagen ——, B-Samenanlagen ——

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung sind bei den Ka 1—10 die Anteile der B · B etwa gleich groß, um dann ganz plötzlich abzusinken. Das wäre an sich durchaus verständlich, haben wir doch bei den früheren Kreuzungen gesehen, daß die B-Samenanlagen ihr chemotropisches Anziehungsvermögen früher verlieren als die *l*-Samenanlagen. Daß aber bei den 6 Ka mit den meisten großen Samen die B · *l* verhältnismäßig wenig häufig sind, um dann stark zuzunehmen, ist nicht recht verständlich. Denn man sollte doch annehmen, daß in den Fruchtknoten, in denen die B-Samenanlagen kaum mehr die B-Schläuche chemotropisch anziehen, auch die *l*-Samenanlagen diese Fähigkeit schon eingebüßt haben, wenn auch nicht so stark wie die B-Samenanlagen. Da die B-Schläuche zunächst einmal die *l*-Samenanlagen befruchten, könnte man daran denken, daß die starke Abnahme dadurch bedingt ist, daß es zu wenig B-Schläuche waren. Das ist aber nicht sehr wahrscheinlich, da immer reichlich bestäubt wurde. Vielleicht ist es doch so, daß die beiden Samenanlagen ganz verschieden auf die inneren und äußeren Bedingungen ansprechen und dementsprechend verschieden reifen und altern.

In der Abb. 16 sind oben die Prozentsätze der B · *l* und B · B nach fallenden Werten angeordnet. Die B · B sind durchweg weniger häufig als die B · *l*. Die Affinität *l* — B ist größer als B — B.

Um die beiden vergleichen zu können, wurden wieder die Anteile berechnet, bezogen auf den jeweiligen Höchstwert = 100%. Die so erhaltenen Reifungs- und Alterungskurven zeigt Abb. 17. Man sieht, daß die B-Samenanlagen die B-Schläuche erst schlechter chemotropisch anziehen als die *l*-Samenanlagen. Hernach verlieren sie, rascher als die *l*-Samenanlagen alternd, stärker ihr chemotropisches Anziehungsvermögen. Genau das gleiche haben die anderen Kreuzungen ergeben. Nebenbei gesagt, können die Reifungs- und Alterungskurven von Kreuzungen mit verschiedenen ♂♂ recht unterschiedlich sein, denn ihr Verlauf wird ja auch durch die Reaktionsfähigkeit der Pollenschläuche bedingt. Diese ist aber je nach der genetischen Konstitution verschieden.

Abb. 18. Der Samenansatz bei den Kreuzungen B · *l* × Typ A —— früh, ---- spät, —·—·— RICHTER

Auch die Kreuzungen mit der *l* · II ungetupft (nur mit aktivem *l*-Pollen) waren gemacht worden, aber deren Pollen war so schlecht, daß offenbar deshalb der Samenansatz so niedrig war, daß es sich nicht lohnte, die Ka auszuzählen.

8. Die Kreuzungen B · l_T × Typ A *odorata*-Plasma

Typ A ist eine von der *Oenothera odorata* (v · I) abgeleitete trisome Mutante, bei der durch den Pollen nur der v-Komplex vererbt wird. Da die v-Schläuche von den B-Samenanlagen nicht chemotropisch angezogen werden, befruchten diese allein die *l*-Samenanlagen. In einer Kreuzung ist also die Anzahl an *l* · v gleich dem Prozentsatz großer Samen. 20 Knospen wurden am 22. 7. von 15—16 Uhr kastriert und nach 24 bzw. 25 Std am 23. 7. um 16 Uhr bestäubt. 20 Knospen waren bereits am 20. 7. von 15—17 Uhr kastriert worden. Hier wurde ebenfalls am 23. 7. aber um 9 Uhr bestäubt, also nach 64—66 Std.

Bei den 18 Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden zwischen 24,0 und 7,9% große Samen gezählt (Ka 1—10 19,6% i. D.; Ka 11—18 10,5% i. D.). Bei denjenigen mit Spätbestäubung waren es 24,6—5,1% große Samen (Ka 1—10 18,5% i. D.; Ka 11—18 9,7% i. D.). Wie die Kurven der Abb. 18 zeigen, setzten also die Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung ganz im Gegensatz zu den bisherigen Befunden etwa gleich gut an. Bei den B · *l* × B · II-Kreuzungen hatten diejenigen mit Spätbestäubung schlechter angesetzt. Aber die B · *l* (= *l* · B) sind wie die *l* · v in diesen Kreuzungen ebenfalls gleich häufig. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden gezählt: 29,1 bzw. 26,5 bis 18,4% B · *l* und bei denjenigen mit Spätbestäubung 25,7—17,7%.

Nur der erste Wert mit 29,1% fällt heraus. Damit muß man immer rechnen. Die *l*-Samenanlagen können also schon bald die B-, aber auch die v-Schläuche gut chemotropisch anziehen und behalten diese Fähigkeit auch sehr lange. Daß die B- und v-Schläuche verschieden reaktionsfähig sind, bleibt dabei zunächst außer Betracht.

Richter hat am 4. 8. und 13. 8 ebenfalls die Kreuzungen B · *l* × Typ A od. Pl. durchgeführt. Bestäubt wurde 32 Std nach der Kastration. Die Kurve zeigt (Abb. 18), daß die Samenansätze zwischen 29,4 und 24,2% liegen, also viel höher sind. Die Durchschnittswerte sind: Ka 1—10 27,9%; Ka 11—18 24,8%. Natürlich ist nicht völlig gesichert, daß die Kreuzungen deshalb so viel besser ansetzten, weil nach 32 Std bestäubt worden ist. Es können auch die Witterungsverhältnisse und andere Außenbedingungen daran schuld sein. Aber immerhin ist zu bedenken, daß die B · *l* × B · II-Kreuzungen von Richter schlechter angesetzt hatten als die mit Frühbestäubung (s. Abb. 15). Bestäubt wurde an 3 verschiedenen Tagen (17. 7, 24. 7 und 14. 8.) 24—39 Std nach der Kastration. Der Samenansatz ist aber durchweg schlechter als bei den entsprechenden Kreuzungen mit Frühbestäubung. Die Werte für die B · *l* aus 8 Aufzuchten liegen zwischen 24,2 und 18,6%, also im gleichen Bereich wie bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung. Der geringere Samenansatz ist bedingt durch eine Abnahme der B · B, deren Anteile 16,7—13,8% betrugen. Sie sind geringer als bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung, aber höher als bei denjenigen mit Spätbestäubung. Demnach vermögen die *l*-Samenanlagen die B-Schläuche verhältnismäßig bald gut chemotropisch anzuziehen und behalten diese Fähigkeit fast bis zum Abblühen unverändert bei. Die B-Samenanlagen ziehen bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung, von den noch nicht völlig gereiften abgesehen, die B-Schläuche am besten an, aber verlieren dann die Fähigkeit gleichmäßig abnehmend. Anders ist es bei den B · *l* × Typ A-Kreuzungen. Die Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung setzten zwar gleich gut an, aber das Optimum der chemotropischen Anziehung wurde erst durch die Richterschen Kreuzungen erfaßt. Die v-Schläuche müssen ein anderes Reaktionsvermögen haben als die B-Schläuche.

Der Vergleich der B · *l* × B · II- und B · *l* × Typ A-Kreuzungen zeigt aber gleich wie die vorbesprochenen, daß es unmöglich ist, die Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen eindeutig zu bestimmen, obwohl Affinitätsunterschiede sicher vorhanden sind. Aber diese Tatsache ist schon bald erkannt und berücksichtigt worden.

9. Die Kreuzungen B · l_T × ha · ha

Die eingekreuzte *Oenothera argentinea* (ha · ha) ist eine Homozygote nur mit ha-Pollen. Je 20 Kreuzungen waren zu gleicher Zeit gemacht

worden wie die B · *l* × Typ A-Kreuzungen. Aber die mit Frühbestäubung setzten, wie die Abb. 19 zeigt, sehr unterschiedlich an und vor allem viel schlechter als die Kreuzungen von RICHTER, die am 28. 7. und 15. 8. ebenfalls 24 Std nach der Kastration gemacht worden waren. Es war protokolliert worden, daß es am Kreuzungstag regnete. Aber das war dann auch bei den B · *l* × Typ A-Kreuzungen der Fall, wirkte sich aber, dem Kurvenverlauf nach zu schließen, nicht weiter aus. Vielleicht ist der Pollen der ha · ha empfindlicher. Wie dem auch sei,

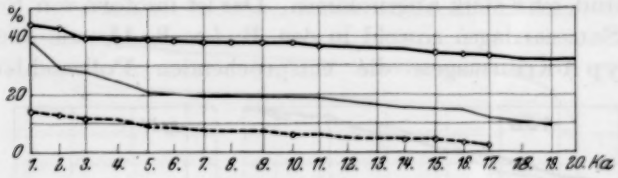


Abb. 19. Der Samenansatz bei den Kreuzungen B · *l* × ha · ha —— RICHTER, —— früh, - - - - spät

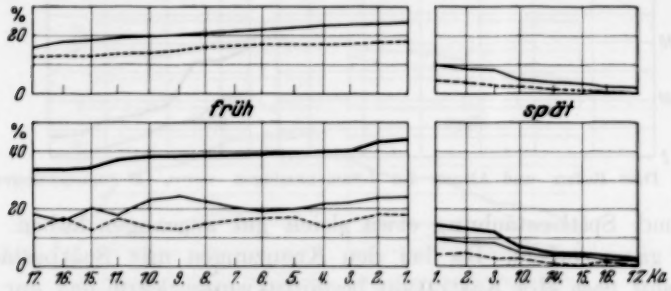


Abb. 20. B · *l* × ha · ha —— % große Samen, —— % *l* · ha, ----- % B · ha

es werden hier nur die Richterschen Kreuzungen als solche mit Frühbestäubung verwendet, was sie auch tatsächlich sind. Große Samen wurden zwischen 44,0 und 32,1 % gezählt. Die Durchschnittswerte sind für Ka 1—10 39,6 % und Ka 11—20 34,4 %. Die Kreuzungen vom 23. 7. mit Spätbestäubung (64—66 Std nach der Kastration) setzten viel schlechter an. Bei den 17 ausgezählten Ka wurden nur 14,0—2,4 % große Samen gezählt. Die Durchschnittswerte sind: Ka 1—10 = 9,6 % und Ka 11—17 = 4,3 %. Wenn es auch nicht ausgeschlossen ist, daß der große Unterschied im Samenansatz mit dadurch bedingt ist, daß an verschiedenen Tagen gekreuzt wurde, so ist trotzdem festzustellen, daß die Kreuzungen mit Spätbestäubung schlechter ansetzen. Das war auch bei den vorbesprochenen Kreuzungen der Fall gewesen. Die Samen von 14 bzw. 8 Ka wurden ausgelegt. Welche es gewesen sind, ist aus den Abb. 19 und 20 zu entnehmen. Die Samen keimten sehr gut. Die Ausfälle waren gering. Die je zu einer Aufzucht gehörenden Anteile an B · ha und *l* · ha sind in Abb. 20 eingetragen. Die voneinander

unabhängigen Schwankungen sind groß. So ist in der Aufzucht aus Samen der Ka 9 der höchste Wert für die $l \cdot$ ha, der zweitniedrigste für die B · ha gefunden worden. In den oberen Kurven sind die Prozentsätze an B · ha und $l \cdot$ ha (24,1—16,0% $l \cdot$ ha; 17,8—12,7% B · ha) nach ansteigenden Werten eingetragen. In jedem Fall sind es weniger B · ha als $l \cdot$ ha. Die Affinität l — ha ist also größer als B — ha. Das war auch schon früher gefunden worden. Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung haben sowohl die B · ha wie auch die $l \cdot$ ha, die wieder häufiger sind, sehr stark abgenommen. Das ist insofern von Bedeutung, als die l-Samenanlagen sowohl in den B · l × B · II- wie auch in den B · l × Typ A-Kreuzungen die entsprechenden Pollenschläuche bei

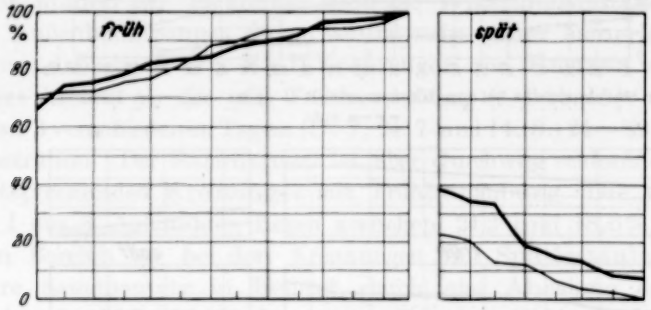


Abb. 21. Das Reifen und Altern der l-Samenanlagen ——, B-Samenanlagen ——

Früh- und Spätbestäubung etwa gleich gut angezogen haben. Jetzt ist das ganz anders. Da bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung gleich lang nach der Kastration bestäubt wurde, kann das nur daher rühren, daß die ha-Schläuche anders auf die gleichen Konzentrationen der chemotropisch wirksamen Stoffe reagieren wie die B- und v-Schläuche. Deshalb sinkt der Samenansatz so viel stärker ab.

Die in der üblichen Weise gezeichneten Reifungs- und Alterungskurven (Abb. 21) lassen das auch erkennen, darüber hinaus aber, was aus den anderen Kurven der Abb. 20 nicht so deutlich ablesbar ist, daß auch bei diesen Kreuzungen ein schnelleres Altern der B-Samenanlagen nachzuweisen ist. Die Reifungskurven lassen zwischen den B- und l-Samenanlagen keinen großen Unterschied erkennen. Vergleicht man aber diese Kurven mit den entsprechenden für die B · l × B · II-Kreuzungen, so ist für die B-Samenanlagen erst ein Hintendreinkommen, hernach ein Überholen wenigstens angedeutet, also das, was bei den B · l × B · II-Kreuzungen so ausgesprochen erkennbar ist, weil eben die B-Schläuche ganz anders reagieren.

10. Die Kreuzungen B · l × *Oenothera campylocalyx* (ck · cl)

Die ck · cl ist nach Rühl eine halbheterogame Komplexheterozygote, bei der durch den Pollen nur der ck-Komplex vererbt wird. Es

befruchten also allein ck-Schläuche. Es treten demnach in diesen Kreuzungen B · ck und *l* · ck auf. Für die Frühbestäubungen wurden 20 Knospen am 24. 7. um 15 Uhr kastriert. Bestäubt wurde am 25. 7. um 9 Uhr, also nach 18 Std. Für die Spätbestäubungen waren die 20 Knospen am 20. 7. von 15—16 Uhr kastriert worden; bestäubt wurde ebenfalls am 25. 7. um 8^{30} Uhr, also nach 65 Std. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden 51,4—21,4% große Samen gezählt (Abb. 22). Die Durchschnittswerte sind: Ka 1—10 48,3%; Ka 11—20 38,7%. Sie

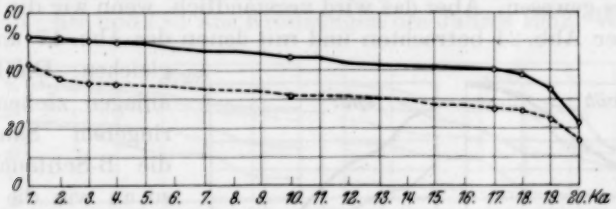


Abb. 22. Der Samenansatz bei den Kreuzungen B · *l* × ck · cl —— früh, ----- spät

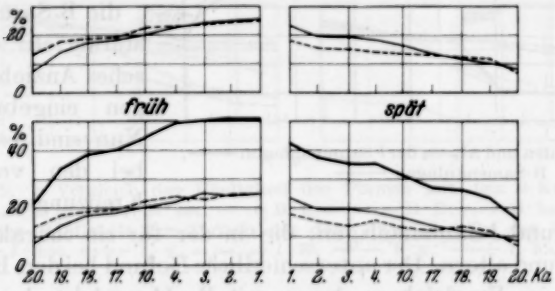


Abb. 23. B · *l* × ck · cl —— % große Samen, —— % *l* · ck, ----- % B · ck

setzten besser an als die B · *l* × ha · ha-Kreuzungen, obwohl um 7 Std früher bestäubt worden war. Wie bei diesen sind es bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung wieder weniger große Samen, nämlich 42,5—16,0%; aber der Unterschied ist viel geringer. Die Durchschnittswerte sind: Ka 1—10 35,1%; Ka 11—20 27,2%.

Die Samen von je 9 Ka, aus den Abb. 22 und 23 ablesbar, wurden ausgelegt. Auch hier keimten die Samen sehr gut; die Ausfälle waren gering. So sind diese Kreuzungen unter sich und mit den anderen, bei denen es auch so war, vergleichbar.

Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung sind es bei schlechtem Samenansatz etwas weniger *l* · ck als B · ck. In den Kreuzungen mit höherem Samenansatz sind dann beide gleich häufig. Die Werte für die B · ck liegen zwischen 25,0 und 13,3%, die für die *l* · ck zwischen 25,5 und 7,5%. Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung haben, entsprechend dem geringeren Samenansatz, sowohl die *l* · ck als auch besonders die B · ck abgenommen, wenn auch nicht so stark wie bei

den B · *l* × ha · ha-Kreuzungen. Wenn nunmehr die B · ck weniger häufig sind, so deutet das wieder darauf hin, daß die B-Samenanlagen früher als die *l*-Samenanlagen ihre Fähigkeit, die ck-Schläuche chemotropisch anzuziehen, verlieren. Das zeigen auch die Kurven der Abb. 24 sehr deutlich. In den 3 Kreuzungen mit dem schlechtesten Samenansatz sind die B · ck so häufig wie die *l* · ck (Abb. 23), d. h. die B- und *l*-Samenanlagen ziehen die ck-Schläuche gleich schlecht chemotropisch an. Bei anderen Kreuzungen, z. B. denen mit B · II und ha · ha, war das anders gewesen. Aber das wird verständlich, wenn wir die Reifungskurven der Abb. 24 betrachten und mit denen der Abb. 17 und 21 vergleichen. Die B-Samenanlagen ziehen bei geringerem Samenansatz die B-Schläuche etwa so an wie die *l*-Samenanlagen, während sonst die B-Samenanlagen stärker ihr chemotropisches Anziehungsvermögen eingebüßt haben. Nun sind es aber doch bei den verschiedenen Kreuzungen immer die gleichen B- und *l*-Samenanlagen, die in der für sie charakteristischen Weise reifen und altern. Der unterschiedliche Befund bei den B · *l* × ck · cl-Kreuzungen im Vergleich zu denen mit B · II und ha · ha kann demnach damit erklärt werden, daß die B- und *l*-Samenanlagen spezifische chemotropisch wirksame Stoffe ausscheiden, und die Reaktion der ck-Schläuche auf diese anders ist als die der B- oder ha-Schläuche.

Abb. 24. Das Reifen und Altern der *l*-Samenanlagen ——, B-Samenanlagen ——

11. Der Vergleich aller Kreuzungen

Es war nun abschließend zu prüfen, ob auch bei diesen Versuchen die Affinitäten verschieden sind je nach der genetischen Konstitution der Eizelle (des Embryosackes) in den Samenanlagen und der Pollenschläuche. Daß die gleichen Pollenschläuche von den B- und *l*-Samenanlagen meist verschieden gut angezogen werden, wurde bei den einzelnen Kreuzungen behandelt. Die Befunde bestätigen grundsätzlich die früheren Ergebnisse. Werden aber auch von den gleichen Samenanlagen die verschiedenen Pollenschläuche verschieden gut angezogen? Um die Kreuzungen miteinander vergleichen zu können, wurden die Aufzuchten aus dem Samen der Ka 1—3, dann der Ka 8, oder einer anderen Ka des mittleren Bereiches und zuletzt der Ka 13, 14 und 16 oder von entsprechenden des Endbereiches zusammengestellt. Die

prozentualen Anteile der verschiedenen Formen jeweils mit dem mütterlichen B- bzw. *l*-Komplex wurden nach fallenden Werten angeordnet und danach, für die Kreuzungen mit Frühbestäubung bzw. Spätbestäubung getrennt, die Kurven der Abb. 25 gezeichnet.

Zunächst muß man sich fragen, ob ein solcher Vergleich überhaupt möglich ist. Für die Kreuzungen des Jahres 1953 muß das bejaht werden, denn die Kreuzungen wurden unter den gleichen oder nahezu gleichen Bedingungen hergestellt. Dagegen stammen die B · hsc und B · I bzw. *l* · hsc und *l* · I aus Kreuzungen des Jahres 1952. Wir können

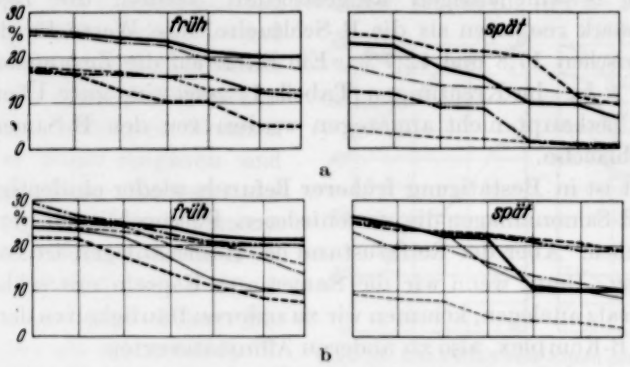


Abb. 25a u. b. a Vergleich der Häufigkeit der Formen mit dem B-Komplex aus den Kreuzungen mit B · l_T ♀ —— B · hsc, ---- B · I, — · — · — B · B, - - - - - B · ha, — · — · — B · ck. b Vergleich der Häufigkeit der Formen mit dem *l*-Komplex aus den Kreuzungen mit B · l_T ♀ —— *l* · hsc, ---- *l* · I, — · — · — *l* · B, —— *l* · v, ------ *l* · ha, — · — · — *l* · ck

sie deshalb nur mit einem gewissen Vorbehalt einbeziehen. Bei den Kurven mit den Werten aus den Kreuzungen mit Frühbestäubung ist noch zu bemerken, daß die Kurven von rechts nach links deshalb ansteigen, weil sich darin eine durch die Reifung der B-Samenanlagen bedingte Zunahme der chemotropischen Anziehung ausdrückt. Bei den Kurven mit den Werten aus den Kreuzungen mit Spätbestäubung ist der Abfall dadurch bedingt, daß die mehr und mehr alternden Samenanlagen die Pollenschläuche schlechter chemotropisch anziehen.

Aus der Abb. 25a ist nun zu entnehmen, daß bei den Frühbestäubungen die B-Samenanlagen die hsc-Schläuche am besten anziehen. Das war auch früher schon gefunden worden (s. Tabelle der Affinitäten Schwemmle III, S. 182 und Tabelle 1). Die B · ck sind fast ebenso häufig. Demnach reagieren die ck-Schläuche wie die hsc-Schläuche auf die von den B-Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe. Die erstmals bestimmte Affinität B — ck kann nicht mit früheren Werten verglichen werden. Geringer und untereinander gleich sind die Affinitäten B — I und B — B, aber nur bei den Kreuzungen mit den besten Samenansätzen. Hernach ist B — I kleiner als B — B. Für

die Affinitätsbestimmung waren bei den früheren Untersuchungen immer die Samen der Ka mit den meisten Samen ausgelegt worden. Die 1944 (s. Tabelle 1) ermittelten Affinitäten waren B — I = 21,0 und B — B = 21,5 gegenüber B — hsc = 25,8. Die Anteile der B · I und B · B sind auch jetzt wieder, wenn auch nur anfänglich, unter sich gleich, aber gegenüber den 1944 erhaltenen Werten geringer. (Höchstwerte: B · I 17,3%, B · B 17,1%.) Aber es war auch viel früher bestäubt worden. Der auffallende Abfall der Kurven für die B · I kann damit erklärt werden, daß bei geringeren Konzentrationen der Stoffe, die von den noch reifenden B-Samenanlagen ausgeschieden werden, die I-Schläuche weniger stark reagieren als die B-Schläuche. Die Werte für die B · ha liegen zwischen 17,8 und 12,7%. Ein Blick auf die Zusammenstellung der B · l × ha · ha-Kreuzungen (Tabelle 1) zeigt eine gute Übereinstimmung. Überhaupt nicht angezogen werden von den B-Samenanlagen die v-Schläuche.

Damit ist in Bestätigung früherer Befunde wieder eindeutig gezeigt, daß die B-Samenanlagen die verschiedenen Pollenschläuche verschieden gut anziehen. Aber der Reifezustand der Samenanlagen ist von großer Bedeutung. Denn wenn wir die Samen aus Kapseln mit schlechterem Samenansatz auslegen, kommen wir zu anderen Häufigkeiten der Formen mit dem B-Komplex, also zu anderen Affinitätswerten.

Noch deutlicher ist das bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung zu erkennen. Die B · I sind jetzt am häufigsten, wenig abgenommen haben zunächst die B · hsc, mehr die B · ck. Besonders auffallend ist die große Abnahme bei den B · ha, während die B · B wenigstens anfänglich um nur etwa 5—4% abgenommen haben. Bestimmt man also die Affinitäten durch Kreuzungen, bei denen aus irgend einem Zufall verhältnismäßig spät bestäubt wurde, so kommt man, der Vergleich der Kurven der Abb. 25a zeigt das, zu ganz anderen Werten. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, bei solchen Untersuchungen die Vergleichskreuzungen unter möglichst gleichen Bedingungen zu machen. Darauf ist ja immer schon hingewiesen worden.

Die Werte für die Kurven der Abb. 26 wurden so berechnet wie für die Reifungs- und Alterungskurven sonst, d. h. die Einzelwerte der B · hsc z. B. wurden auf den Höchstwert von 25,9% = 100% bezogen. Damit werden die verschiedenen B-Formen, unabhängig von den unterschiedlichen Affinitäten, miteinander vergleichbar.

Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung waren anfänglich die B-Samenanlagen noch nicht reif genug. Die Menge des chemotropisch wirksamen Stoffes ist noch gering. Deshalb setzen die Kreuzungen schlechter an. Dann aber nimmt die Konzentration zu. Der Samenansatz wird besser. Bei den Spätbestäubungen nimmt dieser laufend ab, weil die mehr und mehr alternden Samenanlagen die Pollenschläuche

immer schlechter anziehen, vermutlich weil die optimale Konzentration überschritten ist (s. S. 154).

Bei den verschiedenen Kreuzungen werden sich die betreffenden B-Samenanlagen zwar nicht in dem gleichen, aber doch annähernd gleichen Zustand befunden haben. Die Menge der chemotropisch wirksamen Stoffe wird beispielsweise bei den B-Samenanlagen der jeweils zu Ka 8 werdenden Fruchtknoten etwa dieselben gewesen sein. Daß die Samenanlagen innerhalb eines Fruchtknotens sich in verschiedenem Zustand befinden, bleibt dabei unberücksichtigt. Die Kurven für die Kreuzungen mit Frühbestäubung verlaufen bis auf die der B · I ziemlich gleichartig. Das bedeutet, daß die verschiedenen Pollenschläuche innerhalb der durch die Affinitätsunterschiede bedingten Grenzen in gleicher Weise reagieren und die zunehmende Reifung der Samenanlagen anzeigen. Das tut zwar auch die Kurve für die B · I, aber offensichtlich haben die I-Schläuche eine ganz andere Reaktionsnorm als die anderen.

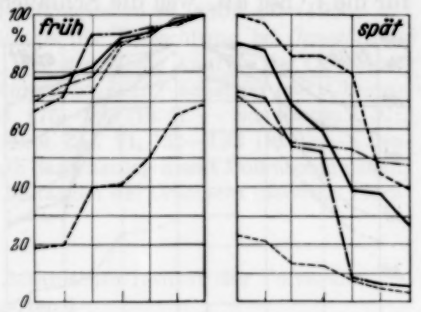


Abb. 26. Das Reifen und Altern der B-Samenanlagen, getestet durch folgende Pollenschläuche: —— hsc, - - - - - I, —·—·— B, – – – – – ha, —·—·— ck

Auffallend groß sind die Unterschiede im Kurvenverlauf bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung. Auf die Konzentration der — kurz gesagt — B-Stoffe des Fruchtknotens haben die I-Schläuche optimal reagiert, alle anderen schlechter, besonders die ha-Schläuche. Demnach müssen die nicht erfaßten Optima für verschieden konstituierte Pollenschläuche bei ganz verschiedenen Konzentrationen liegen. Je älter die Samenanlagen sind, desto schlechter ziehen sie die verschieden reagierenden Pollenschläuche an.

In der Abb. 25b sind die prozentualen Anteile der den *l*-Komplex enthaltenden Formen aus den verschiedenen Kreuzungen eingetragen. Bei denjenigen mit Frühbestäubung haben wir bei allerdings geringen Unterschieden anfänglich (1—3) die Reihenfolge:

$$l \cdot \mathrm{B} > l \cdot \mathrm{hsc} > l \cdot \mathrm{ck} > l \cdot \mathrm{ha} > l \cdot \mathrm{v} > l \cdot \mathrm{I}.$$

Bei den abfallenden Kurven, bedingt durch die geringere chemotropische Anziehung der Pollenschläuche durch die noch zu jungen Samenanlagen, haben wir im mittleren Bereich die Reihenfolge:

$$l \cdot \mathrm{hsc} > l \cdot \mathrm{B} > l \cdot \mathrm{ha} > l \cdot \mathrm{ck} > l \cdot \mathrm{v} > l \cdot \mathrm{I}.$$

Nach rechts sind deutlich 3 Gruppen erkennbar:

$$l \cdot \mathrm{hsc} \text{ und } l \cdot \mathrm{B} > l \cdot \mathrm{ha} \text{ und } l \cdot \mathrm{ck} > l \cdot \mathrm{v} \text{ und } l \cdot \mathrm{I}.$$

Diese 3 Gruppen sind auch am Anfang der Kurven zu erkennen. Es ist doch wohl nicht zu bestreiten, daß die verschiedenen Pollenschläuche von den *l*-Samenanlagen u. U. verschieden gut angezogen werden. Aber es kommt sehr auf den Reifezustand der *l*-Samenanlagen an. Es sieht so aus, als ob diese vielleicht zeitlich verschieden Stadien durchlaufen, in denen sie erst die eine, dann die andere Pollenschlauchsorte gleich gut anziehen, so daß die Prozentsätze der verschiedenen *l*-Formen in diesem Fall gleich hoch sind. So sehen wir aus der Abb. 25b, daß bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung anfänglich die $l \cdot$ hsc, $l \cdot$ B, $l \cdot$ v und $l \cdot$ I gleich häufig sind. Dann aber fällt die Kurve für die $l \cdot$ v, hernach die für die $l \cdot$ hsc ab, weil die Schläuche auf die bei den alternden Samenanlagen vorhandenen Stoffe verschieden reagieren. Bei den $l \cdot$ ck hat dieser Abfall schon eher begonnen. Die Kurve für die $l \cdot$ ck liegt erst unter den anderen 4. Dabei erhielt man den Höchstwert von 25,5% bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung. Dieser ist etwa derselbe wie bei den anderen Kreuzungen mit Spätbestäubung. Am stärksten haben die $l \cdot$ ha abgenommen. Für die B · ha haben wir das gleiche festgestellt.

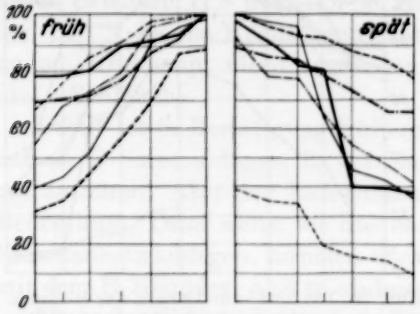


Abb. 27. Das Reifen und Altern der *l*-Samenanlagen, getestet durch folgende Pollenschläuche: —— hsc, - - - - I, — · — · — B, —— v, ------ ha, — · — · — ck

Die Werte für die Kurven der Abb. 27 wurden so berechnet wie die der Abb. 26. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung reagieren die I- und v-Schläuche am schlechtesten auf die noch in geringeren Konzentrationen vorhandenen chemotropisch wirksamen Stoffe der *l*-Samenanlagen, besser die anderen. Das hat ja auch die Abb. 25b gezeigt. Aber aus ihr war nicht so leicht zu entnehmen, daß schon bei den Frühbestäubungen die Höchstwerte erhalten werden, nur nicht bei den $l \cdot$ v und $l \cdot$ I. Wie unterschiedlich die verschiedenen Pollenschläuche auf die Stoffe der alternden *l*-Samenanlagen reagieren, zeigen die Kurven für die Kreuzungen mit Spätbestäubung.

Zusammenfassung

Bei Kreuzungen, die zu verschiedenen Zeiten hergestellt wurden, werden die B- und *l*-Samenanlagen der *Oenothera Berteriana* (B · *l*) durch jeweils die gleichen Pollenschläuche recht verschieden häufig befruchtet.

Einmal haben die wechselnden Außenbedingungen darauf einen Einfluß. Zum anderen ist es nicht gleichgültig, wann bestäubt wird.

Die Samenanlagen reifen und altern; sie ziehen demzufolge je nach dem Zustand, in dem sie sich befinden, die Pollenschläuche verschieden gut an. Die B- und *l*-Samenanlagen zeigen dabei charakteristische Unterschiede.

Es konnte gezeigt werden, daß die genetisch verschiedenartigen Pollenschläuche auf die von den B- bzw. *l*-Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe ganz verschieden reagieren.

Literatur

Huber, H.: Die Eliminierung von Austauschgonen bei *Oenotheren*. I. Z. Vererbungslehre **86**, 459—479 (1955). — Leuchtmann, G.: Die Eliminierung von Austauschgonen bei *Oenotheren*. II. Z. Vererbungslehre **86**, 480—497 (1955). — Richter, Ch.: Untersuchungen zur Physiologie der Befruchtung bei *Oenotheren*. Z. Bot. **44**, 377—407 (1956). — Rühl, F.: Die genetische Analyse der *Oenothera campylocalyx*. Diss. Erlangen 1952. — Schneider, G.: Wachstum und Chemotropismus von Pollenschläuchen. Z. Bot. **44**, 175—205 (1956). — Schwemmle, J.: Gibt es eine selektive Befruchtung? III. Biol. Zbl. **71**, 152—183 (1952). — Der Einfluß des Plasmas auf die Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen. Biol. Zbl. **71**, 487—499 (1952). — Trisome Mutanten der *Oenothera odorata*. Flora (Jena) **143**, 356—384 (1956).

Prof. Dr. J. Schwemmle, Erlangen, Botanisches Institut der Universität, Schloßgarten 4

Planta, Bd. 49, S. 168—204 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen

DAS UNTERSCHIEDLICHE REIFEN UND ALTERN DER SAMENANLAGEN IN DEN VERSCHIEDENEN ABSCHNITTEN DES FRUCHTKNOTENS DER OENOTHERA BERTERIANA*

Von

J. Schwemmle

Mit 23 Textabbildungen

(Eingegangen am 24. Januar 1957)

Kreuzt man die *Oenothera berteriana* (B · *l*) mit der *Oenothera* (= *Oe.*) *odorata* (v · I), beide isogame Komplexheterozygoten mit den Komplexen B und *l* bzw. v und I, so sollte man bei gleicher Wahrscheinlichkeit der möglichen Kombinationen die Bastarde B · v, B · I, *l* · v und *l* · I erwarten. Die B · v fehlen aber. Es wurde vermutet, daß die Samenanlagen mit den den B-Komplex vererbenden Eizellen, kurz B-Samenanlagen genannt, die v-Pollenschläuche nicht chemotropisch anziehen und demzufolge nur von den I-Schläuchen befruchtet werden.

Um das zu zeigen, wurden folgende Untersuchungen durchgeführt. In den Kreuzungen B · *l* × Typ A treten nur *l* · v auf, weil durch den Pollen dieser als ♂ verwendeten trisomen Mutante der v · I nur der v-Komplex vererbt wird. Die v-Schläuche befruchten aber nur die *l*-Samenanlagen. Es wäre aber auch möglich, daß zwar die B-Samenanlagen befruchtet werden, die B · v sich aber aus irgendwelchen Gründen nicht weiterentwickeln. Daß das nicht der Fall ist, zeigen die Kreuzungen mit Nachbestäubung. Die Kreuzungen B · *l* × Typ A (v) wurden in der üblichen Weise gemacht, aber nur 2 Narbenschenkel bestäubt. Geraume Zeit hernach wurden die anderen beiden mit Pollen einer Homozygote bestäubt, z. B. der I · I. Diese ist eine mit *Berteriana*-Plastiden lebensfähige Homozygote mit dem I-Komplex der *Oe. odorata* (v · I). Tatsächlich befruchten die I-Schläuche vorzugsweise die von den v-Schläuchen zuvor ausgesparten B-Samenanlagen.

Durch geeignete Kreuzungen konnte auch gezeigt werden, daß die *l*-Samenanlagen der *Oe. berteriana* durch die *l*-Schläuche nur zu einem kleinen Prozentsatz befruchtet werden, wohl aber dann von den aus der Nachbestäubung stammenden Pollenschläuchen.

Nun werden bei den Oenotheren die unten im Fruchtknoten befindlichen Samenanlagen zuerst befruchtet. Wenn bei den B · *l* × Typ A-Kreuzungen die B-Samenanlagen von den v-Schläuchen ausgespart

* Herrn Professor Dr. Dr. h. c. H. Fitting zum 80. Geburtstag gewidmet.

bleiben, durch die I-Schläuche aus der Nachbestäubung aber hernach befruchtet werden, so muß man annehmen, daß die I-Schläuche wieder ganz durch den Fruchtknoten herunterwachsen, also durch Gewebe, die zuvor von den v-Schläuchen passiert wurden. Wenn es auch nach dem Ausfall der Kreuzungen nicht gut anders sein kann, so mußte doch versucht werden, zu zeigen, daß tatsächlich die Schläuche aus der Nachbestäubung die unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen auch noch unten im Fruchtknoten aufsuchen.

Unter diesem Gesichtspunkt wurden die Untersuchungen durchgeführt, über die in den nächsten Abschnitten berichtet wird. Dort wird auch alles Notwendige über Material und Methode gesagt. Hier sei nur erwähnt, daß die 120 Kreuzungen im Jahre 1953 hergestellt wurden. Der Inhalt der Kapseln von diesen wurde dann ausgezählt. Im Frühjahr 1954 wurden 60 Kreuzungen mit 12525 Keimlingen aufgezogen. Das war möglich, weil die Formen schon in den Töpfen identifiziert werden konnten. Die große Arbeit war nur mit Hilfe meiner Mitarbeiterinnen Frl. Laux, Dr. Kistner und Dr. Schneider zu bewältigen gewesen. Ihnen möchte ich auch an dieser Stelle herzlich danken, nicht zuletzt der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die die nötigen Mittel bewilligte.

I. Die Kreuzungen der B · *l* ♀ mit Typ A (v) *odorata*-Plasma und I · I ♂♂

1. Der Samenansatz bei den ganzen Kapseln. Die Aufzuchten

Aus der Tabelle 1 ist zu entnehmen, daß die Kreuzungen gleichzeitig gemacht wurden. Wenn angegeben ist: kastriert am 21. 7. um 9 Uhr, so heißt das, daß von da an kastriert wurde. Jedenfalls haben die v-Schläuche bei den Vergleichskreuzungen unter den gleichen Außenbedingungen wachsen und die etwa im gleichen Reifezustand befindlichen *l*-Samenanlagen befruchten können. Das gleiche gilt für die I-Schläuche aus dem Pollen der I · I, mit dem 47 bzw. 53 Std nach der Kastration bestäubt wurde.

Um zu prüfen, ob die I-Schläuche aus der Nachbestäubung auch wieder ganz unten im Fruchtknoten die Samenanlagen befruchten,

Tabelle 1

Kreuzung	Kastriert	Bestäubt	Nachbestäubt	
B · *l* × Typ A	15. 7. 16—17h	16. 7. 14—15h		Signatur ○
B · *l* × Typ A × I · I	15. 7. 16—17h	16. 7. 14—15h	17. 7. 15h	
B · *l* × I · I	15. 7. 16—17h		17. 7. 15h	
B · *l* × Typ A	21. 7. 9h	22. 7. 11h		ohne Signatur (Regen!)
B · *l* × Typ A × I · I	21. 7. 9h	22. 7. 11h	23. 7. 14h	
B · *l* × I · I	21. 7. 9h		23. 7. 14h	

wurden die Kapseln (Ka) gedrittelt, d. h. von jeder Ka wurde der Prozentsatz an großen Samen des unteren, mittleren und oberen Drittels bestimmt und die Samen auch getrennt zum Keimen ausgelegt. Wenn dann in den Aufzuchten aus den Samen der unteren Drittel der Kreuzungen B · *l* × Typ A × I · I, bei denen mit Pollen des Typ A 2 Narbenschenkel vorbestäubt und später die beiden anderen mit Pollen der I · I nachbestäubt wurden, so viel B · I gezählt werden wie bei den B · *l* × I · I-Kreuzungen, dann ist gezeigt, daß die I-Schläuche bei den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen in gleicher Weise wachsen und befruchten wie bei den B · *l* × I · I-Kreuzungen. Um die Ka dritteln zu können, wurden sie kurz vor dem Aufspringen abgenommen und mit

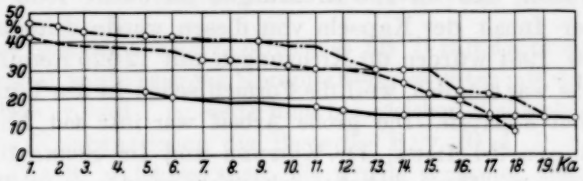


Abb. 1. Der Samenansatz bei den Kreuzungen. ——— B · *l* × Typ A (v); — — — B · *l* × I · I; —·—·— B · *l* × Typ A × I · I; o: Blüten am 15. 7. kastriert, ohne Signatur: Blüten am 21. 7. kastriert

einem Gummifaden umwickelt, der sich der austrocknenden und dabei dünner werdenden Ka immer eng anlegt und ein Öffnen verhindert. Für das Auszählen wurde erst das obere Drittel entleert, dann das 2. und zuletzt das untere. Gezählt wurden die großen Samen, die geschrumpften Samen und das sogenannte grobe Pulver, sowie das feine Pulver, zu dem die sterilen und unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen werden. Die Prozentsätze an großen Samen wurden auf die Summe dieser 4 Gruppen (= gesamter Kapselinhalt) bezogen. Natürlich gelang die Drittelung nicht ganz genau. Einige Angaben zeigen das für die B · *l* × Typ A-Kreuzungen.

Tabelle 2

	Inhalt der					
	1. Ka	2. Ka	3. Ka	4. Ka	5. Ka	6. Ka
Oberes Drittel . .	205	216	260	215	332	209
Mittleres Drittel .	240	253	224	340	229	292
Unteres Drittel . .	238	238	208	280	192	245

Durch Addition erhält man die entsprechenden Werte für die ganzen Ka. Dabei ergibt sich, wie zuvor schon, daß die Anteile an geschrumpften Samen und grobem Pulver so gering sind, daß sie vernachlässigt werden können.

Die Kurven der Abb. 1 zeigen, wie die Kreuzungen angesetzt haben. Die mit o bezeichneten Ka stammen von den am 16. bzw. 17. 7. bestäubten Blüten. Sie haben im allgemeinen schlechter angesetzt als die an den anderen Tagen. Es ist schade, daß die Kreuzungen nicht alle auf einmal gemacht werden konnten. Das war aber nicht möglich, weil ja andere Untersuchungen nebenher liefen.

Die Samen je der ersten 10 Ka wurden ausgelegt. Deshalb werden nur sie behandelt.

a) Die Kreuzungen B · l × Typ A (v)

Weil die v-Schläuche die B-Samenanlagen nicht befruchteten und daher die B · v fehlten, wurden bei ihnen nur 23,7—17,7%, i. D.

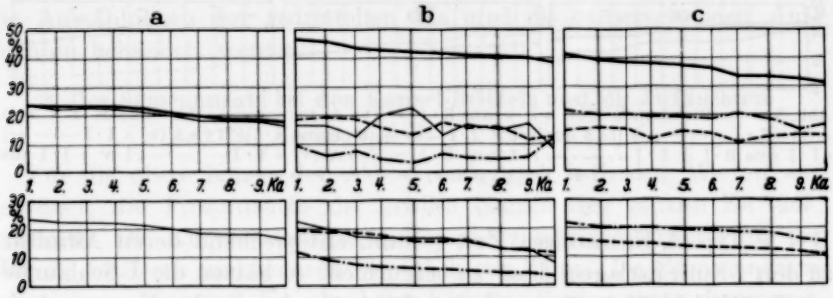


Abb. 2a—c. Die Samenansätze bei den Kreuzungen. a B · l × Typ A(v); b B · l × Typ A (v) × I · I; c B · l × I · I und die prozentualen Anteile der aufgetretenen Formen in den Aufzuchten (bei den unteren Kurven nach fallenden Werten angeordnet). ——— große Samen; ——— l · v; — — — B · I; —·—·— l · I

21,1% großer Samen (= gr. Sa.) gezählt; sie keimten gut. Die Ausfälle an Keimlingen waren gering. (Das gilt übrigens für alle Kreuzungen, so daß diesbezügliche Angaben künftig unterbleiben.) Es traten nur l · v auf, und zwar 23,3—16,4%, i. D. 20,3%, bezogen auf den ganzen Kapsel-Inhalt (s. Abb. 2a).

b) Die Kreuzungen B · l × I · I

Diese setzten mit 41,6—31,3%, i. D. 36,3% gr. Sa. viel besser an (Abb. 1). Die Anteile der B · I und l · I schwankten in den einzelnen Aufzuchten. Immer waren aber die l · I häufiger als die B · I. Gezählt wurden 21,9—15,2%, i. D. 19,0% l · I und 15,9—10,4%, i. D. 13,4% B · I. Die l-Samenanlagen haben die I-Schläuche besser chemotropisch angezogen als die B-Samenanlagen. Das zeigen auch die beiden unteren Kurven der Abb. 2c, bei denen gleich wie bei Abb. 2a und b die Prozentsätze nach fallenden Werten angeordnet eingetragen sind.

c) Die Kreuzungen B · l × Typ A (v) × I · I

Der Samenansatz war bei diesen durchwegs noch besser (s. Abb. 1). Gezählt wurden 46,5—38,8%, i. D. 42,2% gr. Sa. Das ist auffallend,

denn es ist nicht einzusehen, warum zuvor die v- und hernach die I-Schläuche aus der Nachbestäubung insgesamt mehr B- und *l*-Samenanlagen befruchten als die I-Schläuche in den B · *l* × I · I-Kreuzungen. In den Aufzuchten traten neben den B · I und *l* · v auch noch *l* · I auf. Ihre Anteile sind, wie Abb. 2b zeigt, recht unterschiedlich. Sind es wie in den Aufzuchten 4 und 5 viel *l* · v, so sind die *l* · I entsprechend seltener. Bei der Aufzucht 10 ist es umgekehrt.

Da in den B · *l* × Typ A-Kreuzungen 20,3% *l* · v gezählt wurden, ist die Affinität der *l*-Samenanlagen zu den v-Schläuchen 20,3. Beinahe ebenso groß ist die Affinität *l*—I, nämlich 19,0; denn soviel *l* · I waren es in den B · *l* × I · I-Kreuzungen. Hätten die v-Schläuche bei den

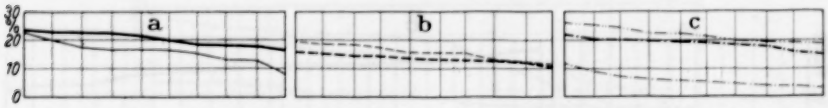


Abb. 3a—c. Die Anteile der **a** *l* · v aus B · *l* × Typ A (v) ———, *l* · v aus B · l × Typ A (v) × I · I ———; **b** B · I aus B · *l* × I · I — — —, B · I aus B · *l* × Typ A (v) × I · I — — —; **c** l · I aus B · l × I · I —·—·—, l · I aus B · l × Typ A (v) × I · I —·——·—, l · v + l · I aus B · *l* × Typ A (v) × I · I —··——··—

B · *l* × Typ A-Kreuzungen Zeit gehabt, entsprechend deren Affinität zu den *l*-Samenanlagen diese zu befruchten, so hätten die I-Schläuche aus der Nachbestäubung von keiner *l*-Samenanlage mehr chemotropisch angezogen werden können. Offenbar sind aber die I-Schläuche so schnell heruntergewachsen, daß sie noch mit den v-Schläuchen konkurrieren konnten, obwohl zwischen Vor- und Nachbestäubung 25 bzw. 27 Std lagen. Deshalb sind es in den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen um 4,5% weniger *l* · v als in den B · *l* × Typ A-Kreuzungen (Abb. 3a), nämlich 22,3—8,0%, i. D. 15,8% gegenüber 20,3% bei B · *l* × Typ A. Dafür treten die *l* · I auf. Von diesen wurden gezählt: 11,7—3,4%, i. D. 6,3% (Abb. 2b). Die B · I waren in den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen mit 19,5—11,3%, i. D. 15,7% um 2,3% häufiger als in den B · *l* × I · I-Kreuzungen mit 13,4% i. D. Das zeigt Abb. 3b. Offensichtlich haben demnach die v-Schläuche aus der Vorbestäubung die B-Samenanlagen nicht befruchtet, sondern allein die I-Schläuche aus der Nachbestäubung. In der Abb. 3c ist auch die Kurve für die *l* · v + *l* · I eingetragen. Sie liegt auffallenderweise über der für die *l* · I aus den B · *l* × I · I-Kreuzungen, was überraschend ist. Der Unterschied beträgt 3,1%.

Die I-Schläuche haben bei den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen um 2,3% mehr B-Samenanlagen und zusätzlich um 3,1% mehr *l*-Samenanlagen befruchten können als in den B · *l* × I · I-Kreuzungen. Deshalb ist auch der Samenansatz um 5,9% höher. Das kann kein Zufall sein, denn die Bestäubung mit dem I-Pollen erfolgte ja bei den

Vergleichskreuzungen zur gleichen Zeit. Die Bedingungen für das Pollenschlauchwachstum und die Befruchtungsvorgänge waren also, soweit das überhaupt zu erreichen ist, die gleichen. Vielleicht ist daran schuld, daß zuvor schon die v-Schläuche durch das Griffel- und Fruchtknotengewebe heruntergewachsen waren und deshalb dann die I-Schläuche aus irgendwelchen Gründen reaktionsfähiger waren als bei den B · *l* × I · I-Kreuzungen.

Jedenfalls haben auch diese Kreuzungen wieder gezeigt, daß die B-Samenanlagen durch die v-Schläuche nicht befruchtet werden. Aber das wußte man schon vorher. Tatsächlich hatten die Untersuchungen, wie eingangs ausgeführt, ein anderes Ziel. Aber es war doch notwendig, erst einmal die Kreuzungen so wie sonst zu besprechen. Nunmehr sollen die Auszählungen der gedrittelten Ka und die entsprechenden Aufzuchten behandelt werden.

2. Der Samenansatz bei den Kapsel-Dritteln und die Aufzuchten

a) Die Kreuzungen B · l × Typ A (v)

Für die obere Kurve der Abb. 4 sind, nach fallenden Werten angeordnet, die Prozentsätze der großen Samen der ganzen Ka aufgetragen. Die Kurven darunter geben die zugehörigen Werte für die oberen, mittleren und unteren Drittel dieser Ka an. Die Samenansätze schwanken. Bis zur 6. Ka, also beim höchsten Samenansatz der ganzen Ka, sind sie ungefähr gleich hoch, wenn schon gelegentlich die Werte für die unteren Drittel höher sind, die für die oberen Drittel aber niedriger. Dann aber wird immer deutlicher, daß der Prozentsatz der großen Samen, bezogen auf den ganzen Inhalt des Drittels, von unten nach oben in der Ka abnimmt. Die beiden Ausnahmen (Ka 9 und 10), bei denen im mittleren Drittel die gr. Sa. am häufigsten sind, ändern am Grundsätzlichen nichts. Mit solchen Ausnahmen muß man rechnen.

In den unteren Kurven sind die Prozentsätze nach fallenden Werten angeordnet. Sie zeigen also gewissermaßen, mit welchem Samenansatz in den 3 Abschnitten einer Ka gerechnet werden kann. Die Kurve für das untere Drittel liegt über den beiden anderen. Hier ist der Samenansatz am größten. Für die mittleren Drittel haben wir erst geringere Werte; der Unterschied verschwindet nahezu, um hernach wieder größer zu werden. Gelegentlich sind es im oberen Drittel soviel Samen wie im mittleren, meist aber viel weniger.

Da die großen Samen nur *l* · v enthalten, kann versucht werden, diese Befunde zu deuten.

Wenn wir im oberen Drittel am wenigsten gr. Sa. haben, so könnte das dadurch bedingt sein, daß zu wenig v-Schläuche heruntergewachsen sind. Diese befruchten erst unten im Fruchtknoten die *l*-Samenanlagen, dann nach und nach die oberen. Für die des oberen Drittels waren aber

dann zu wenig mehr vorhanden. Diese Möglichkeit ist nicht sehr wahrscheinlich. Einmal waren die beiden Narbenschenkel sehr reichlich bestäubt worden. Die vollen, den v-Komplex enthaltenden Pollenkörner machten ein Vielfaches der fertilen *l*-Samenanlagen im Fruchtknoten aus. Auch wenn nicht alle keimten, so müßte die Zahl der v-Schläuche ausgereicht haben. Zum andern brauchen sie ja nur die *l*-Samenanlagen zu befruchten und diese nicht einmal alle. Von den etwa 30% *l*-Samenanlagen im Fruchtknoten werden ja, wie die obere Kurve zeigt, auch bei gutem Samenansatz nur durchschnittlich etwa 23% befruchtet. Weiterhin ist ja aus den mittleren Kurven der Abb. 4 zu entnehmen, daß bis Ka 6 die v-Pollenschläuche ausgereicht haben.

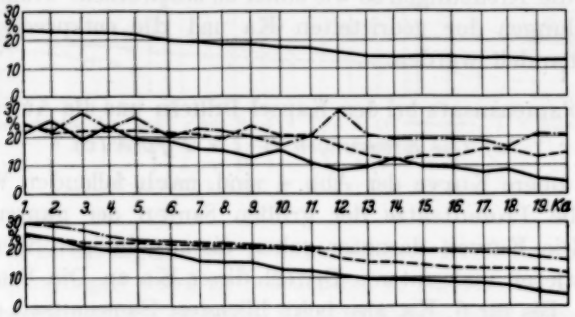


Abb. 4. B · *l* × Typ A (v). Obere Kurve: Der Samenansatz der ganzen Kapseln; mittlere Kurven: % große Samen im oberen Drittel ———, mittleren Drittel – – –, unteren Drittel —·—·—; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

Wenn nicht andere Untersuchungen vorausgegangen wären, hätte der Sachverhalt nicht geklärt werden können. Es waren die gleichen Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung aufgezogen worden. Dabei hatte sich gezeigt, daß die Samenanlagen mit zunehmender Reife die Pollenschläuche immer besser und, nach einem Maximum, bei fortschreitendem Alter wieder schlechter chemotropisch anziehen. Die B-Samenanlagen verhalten sich dabei anders als die *l*-Samenanlagen. Bei diesen ist die chemotropische Anziehung den v-Schläuchen gegenüber schon bald recht gut; mit zunehmender Reife wächst diese noch, bleibt lange gleich und klingt allmählich ab. Nun ist es doch wohl so, daß sich die *l*-Samenanlagen in einem Fruchtknoten nicht alle im gleichen Reifezustand befinden. Zudem werden Unterschiede bei den verschiedenen Fruchtknoten vorhanden sein. Unter diesen Voraussetzungen können wir an Hand der Abb. 5 eine Erklärung versuchen.

Für diese sind die 10 Ka, deren Nummer jeweils angegeben ist, ausgewählt und so angeordnet, daß dadurch ein Einblick in die verwickelten Vorgänge ermöglicht wird. Für jede Ka ist der zugehörige Prozentsatz an gr. Sa. in den 3 Abschnitten eingetragen. Bei der Ka 15 sind zur Zeit

der Bestäubung die *l*-Samenanlagen des unteren Drittels noch nicht in dem Zustand gewesen, da sie die v-Schläuche optimal anziehen können. Immerhin wurden 19,4% gr. Sa. gezählt. Im mittleren Drittel mit 13,5% gr. Sa. sind die *l*-Samenanlagen noch nicht reif genug, um die v-Schläuche gut chemotropisch anziehen zu können, und noch mehr ist das bei den Samenanlagen des oberen Drittels der Fall gewesen. Hier wurden nur 9,9% befruchtet. Das chemotropische Anziehungsvermögen der Samenanlagen in einem Fruchtknoten ist also nicht überall gleich gut. Es nimmt — ein Zeichen für den verschiedenen Reifezustand — von unten nach oben ab. Bei den Ka 16—5 nähern sich die Samenanlagen des unteren Drittels mehr und mehr dem Zustand, da sie die v-Schläuche optimal chemotropisch anziehen. Das ist auch bei denjenigen des mittleren und oberen Drittels der Fall, steigen doch die Kurven gleichmäßig an. Aber die Unterschiede im Reifungszustand bleiben erhalten. Bei der Ka 3 wurden im unteren Drittel 28,4% gr. Sa. gezählt. Jetzt haben dessen Samenanlagen den Zustand erreicht, in dem sie die v-Schläuche optimal anziehen. Es werden deshalb nicht viele unbefruchtet geblieben sein. Die Samenanlagen des mittleren mit 22,8% gr. Sa. und des oberen Drittels mit 19,6% gr. Sa. dagegen sind noch nicht reif genug gewesen. Bei der Ka 1 sinkt jetzt der Samenansatz auf 24,8% im unteren Drittel ab. Die *l*-Samenanlagen begannen zu altern und dementsprechend wurde ihr chemotropisches Anziehungsvermögen wieder geringer. Diejenigen der beiden anderen Abschnitte aber reifen weiter, die Samenansätze steigen auf 25,0 im mittleren und 21,0% im oberen Drittel an. In den Ka bzw. Fruchtknoten 4 und 2 ist auch bei den Samenanlagen des mittleren Drittels das nicht erfaßte Optimum überschritten, der Samenansatz sinkt auf 22,3 bzw. 21,7% ab. Da *l*-Samenanlagen nur langsam altern, werden die Unterschiede zwischen dem unteren und dem mittleren Drittel geringer. Allerdings hätte man erwarten können, daß die Werte für die unteren Drittel kleiner wären als diejenigen für die mittleren Drittel. Das ist aber nicht der Fall (23,2 bzw. 22,7%). Doch will das nicht viel besagen. Bemerkenswert ist, daß die Kurve für die oberen Drittel bis auf 25,9% weiter ansteigt und über denjenigen für die anderen Abschnitte liegt. Deren Samenanlagen nähern sich dem Zustand, da sie die v-Schläuche optimal anziehen. Aus diesen Beobachtungen können wir aber noch einige Folgerungen ziehen.

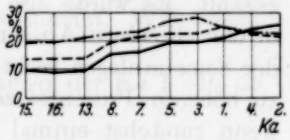


Abb. 5. B · *l* × Typ A (v). % große Samen im oberen Drittel ——; mittleren Drittel – – –; unteren Drittel —·—·— der angegebenen Kapseln. Erklärung im Text

Durch die Untersuchungen von SCHNEIDER wissen wir, daß die Pollenschläuche in wenigen Stunden die Griffel durchwachsen. Das

weitere Aufsuchen der Samenanlagen muß aber verhältnismäßig langsam erfolgen, denn sonst wäre nicht verständlich, daß die Pollenschläuche aus der Nachbestäubung diejenigen aus der etwa 24 Std zuvor erfolgten Vorbestäubung noch „überholen" können. Es hätte nun doch sein können, daß die Pollenschläuche, die in das obere und mittlere Drittel eingewachsen sind, gewissermaßen mit der Befruchtung warten, bis auch deren Samenanlagen den optimalen Reifezustand erreicht haben. Das ist aber, wie die Unterschiede im Samenansatz zeigen, offensichtlich nicht der Fall. Die nicht zur Befruchtung gelangten Pollenschläuche müssen ihr Reaktionsvermögen verlieren.

Bei den früheren Untersuchungen wurden immer ganze Ka ausgezählt. Es wurde also der durchschnittliche Samenansatz erfaßt, der in den einzelnen Abschnitten wegen des verschiedenen Reifezustandes der Samenanlagen recht verschieden sein kann. Vermutlich kämen wir zu höheren Prozentsätzen an gr. Sa. bei einer bestimmten Kreuzung, wenn zunächst einmal nur ein Narbenschenkel reichlich mit Pollen bestäubt wird und dann in Abständen von etwa 15 Std der Reihe nach die 3 anderen. Auf diese Weise könnte die Befruchtung auch der inzwischen herangereiften Samenanlagen oben im Fruchtknoten ermöglicht werden. Es müßten auch Parallelversuche unter Verwendung solcher Pollenschläuche durchgeführt werden, deren Affinität zu der gleichen Samenanlagensorte verschieden gefunden wurde. Vermutlich bleiben die Unterschiede erhalten, da ja beispielsweise die B-Samenanlagen kaum einmal durch v-Schläuche befruchtet werden. Aber offensichtlich ist es unmöglich, ganz präzise die Affinität zwischen einer Samenanlagensorte und einer Pollenschlauchsorte anzugeben, und wir verstehen, daß die Werte bei den Versuchen verschiedener Jahre differieren. Von den 20 ausgezählten Ka der B · *l* × Typ A-Kreuzungen waren, wie oben angegeben, zunächst nur 10 ausgewählt worden. Wie die nachfolgende Zusammenstellung zeigt, nimmt bei 5 weiteren der Samenansatz von unten nach oben entsprechend dem verschiedenen Reifezustand der *l*-Samenanlagen ab.

Tabelle 3

	Ka-Nr.				
	18	17	20	19	12
Oberes Drittel	8,3	7,6	4,2	5,6	8,5
Mittleres Drittel . . .	15,7	15,9	14,7	13,3	17,1
Unteres Drittel	16,6	19,0	21,0	21,8	29,9

Aber die Zunahme im Prozentsatz des unteren Drittels hat keine Parallele in den beiden anderen Abschnitten.

5 weitere Ka mit den angegebenen Werten lassen sich in die Erklärung nicht einfügen:

Tabelle 4

	Ka-Nr.				
	10	14	9	11	6
Oberes Drittel	15,6	12,5	13,1	11,1	18,7
Mittleres Drittel . . .	20,9	12,0	24,0	20,4	21,9
Unteres Drittel	17,4	19,1	20,4	20,3	20,8

Aber das ist nicht verwunderlich, denn die Fruchtknoten befinden sich unter ganz verschiedenen Bedingungen. So ist der eine im vollen Sonnenschein, der andere ganz oder teilweise beschattet. Wir wissen nicht, wie sich solche Bedingungen auswirken.

Das Ergebnis der 10 Aufzuchten aus den Samen der Ka 1—10 ist aus der Zusammenstellung zu entnehmen.

Tabelle 5

	% große Samen	% $l \cdot v$
Oberes Drittel . .	25,9—13,1%, i. D. 18,9%	25,9—12,3%, i. D. 18,3%
Mittleres Drittel. .	25,0—19,5%, i. D. 22,2%	24,6—19,5%, i. D. 21,7%
Unteres Drittel . .	28,4—17,4%, i. D. 23,0%	26,9—15,6%, i. D. 21,6%

Der Samenansatz im oberen Drittel ist, wie ja schon Abb. 4 zeigt, etwas geringer als in den beiden anderen. Aber der Unterschied ist nicht groß, weil, wie schon oben ausgeführt, die *l*-Samenanlagen lange die v-Schläuche gut chemotropisch anziehen.

b) Die Kreuzungen $B \cdot l \times I \cdot I$

In der Abb. 6 ist oben die Kurve für den Samenansatz der ganzen Ka gezeichnet. Warum dieser von der 15. Ka an so gering wird, kann nicht gesagt werden.

Die Auszählungen der zugehörigen Drittel zeigen die mittleren Kurven der Abb. 6. Bei den üblichen Schwankungen ist doch eindeutig zu erkennen, daß der Samenansatz von oben nach unten stark abnimmt. Beim oberen Drittel ist er auffallend hoch. Bei 10 Ka wurden 70,1 bis 52,3% gr. Sa. gezählt. Solche hohen Werte wurden bei Auszählungen der ganzen Ka nie gefunden. Von früheren $B \cdot l \times I \cdot I$-Kreuzungen sind 194 Ka ausgezählt worden. Einmal nur wurde der Höchstwert von 61,4% ermittelt. Es ist offenbar so, daß sich nicht alle Samenanlagen gleichzeitig in dem Zustand befinden, da sie die Pollenschläuche optimal chemotropisch anziehen. Manche sind noch nicht reif genug, andere dafür bereits zu alt. So ist es bei diesen Kreuzungen, bei denen 47 bis

53 Std nach der Kastration bestäubt wurde. Da die Samenanlagen unten im Fruchtknoten zuerst reifen, altern sie auch zuerst und ziehen die Pollenschläuche nicht mehr gut an. Die Samenansätze sind gering. Im mittleren Drittel sind die Samenanlagen noch nicht so überaltert. Die Samenansätze sind höher. Im oberen Drittel haben die Samenanlagen die I-Schläuche wohl optimal chemotropisch angezogen. Denn wenn über 60% befruchtet wurden, so sind das fast alle fertilen Samenanlagen. Bei der Auszählung einer ganzen Ka erhält man nur den Durchschnittswert. So haben wir bei der Ka 2 im oberen Drittel den erstaunlich hohen Wert von 70,1%, bei den anderen 43,4 und 10,9%. Der Wert für die ganze Ka ist 39,1%. Bei der Ka 15 sind es im oberen Drittel nur noch 39,2%. Möglicherweise haben auf der zu alten Narbe zu wenig I-Körner gekeimt, so daß nach Befruchtung der Samen unten und in der Mitte für die Samenanlagen oben die Schläuche nicht mehr ausreichten. Ähnlich könnte es bei den Ka 14 und 16—18 gewesen sein. Die unteren Kurven mit den nach fallenden Werten angeordneten % gr. Sa. zeigt noch einmal eindeutig wie unterschiedlich der Samenansatz in den 3 Abschnitten des Fruchtknotens war.

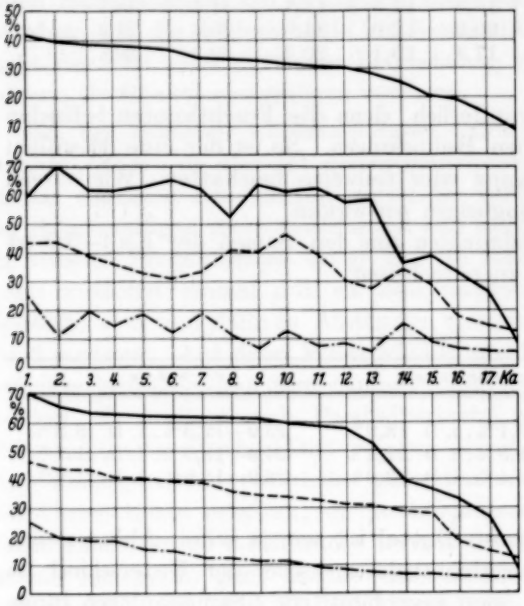


Abb. 6. B · *l* × I · I. Obere Kurve: Der Samenansatz der ganzen Kapseln; mittlere Kurven: % große Samen im oberen Drittel ———, mittleren Drittel – – –, unteren Drittel —·—·—; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

In der Abb. 7a sind in der Kurve oben die Prozente der gr. Sa. der oberen Drittel der Ka 1—10 eingetragen. Gezählt wurden 70,1—52,3%, i. D. 62,1%. In den Aufzuchten waren es 32,0—18,7%, i. D. 25,7% B · I und 32,0—25,1%, i. D. 28,9% *l* · I, also etwas mehr als B · I. Das zeigen auch die unteren Kurven mit den nach fallenden Werten angeordneten Anteilen der B · I und *l* · I. Immerhin ist es doch so, daß gelegentlich die *l*- und B-Samenanlagen des oberen Drittels die I-Samenanlagen optimal und etwa gleich gut chemotropisch anziehen. Die Summe B · I + *l* · I = 54,6% ist um 7,5% niedriger als der Samen-

ansatz (62,1%). Es haben nicht alle Samen gekeimt, und von den Keimlingen sind manche ausgefallen, was bei aller Sorgfalt nicht zu vermeiden ist. Bei den mittleren Dritteln wurden gezählt (Abb. 7b): 46,3—31,0%, i. D. 38,6% gr. Sa., in den Aufzuchten 19,1—8,7%, i. D. 14,2% B · I und 25,6—16,3%, i. D. 21,1% *l* · I (s. untere Kurven der Abb. 7b). Entsprechend dem geringeren Samenansatz haben beide abgenommen, aber die B · I mehr als die *l* · I. War das Verhältnis B · I : *l* · I in den oberen Dritteln 1:1,1, so hier 1:1,5. Die Summe *l* · I + B · I ist aus den gleichen, oben angegebenen Gründen um 3,3% kleiner als der Samenansatz (38,6%). Bei den unteren Dritteln (Abb. 7c)

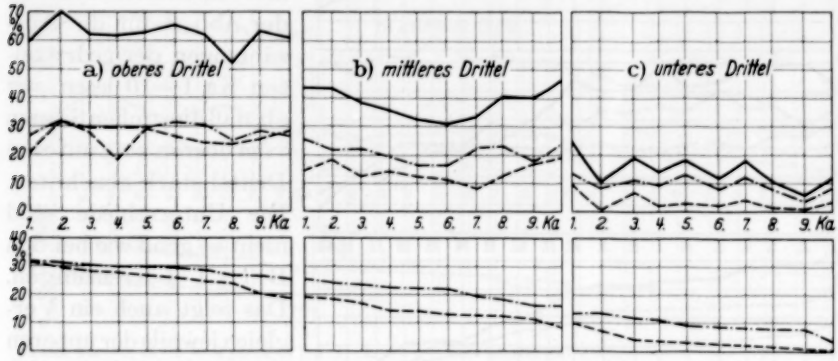


Abb. 7a—c. B · *l* × I · I. ——— % große Samen; – – – % B · I; —·—·— % *l* · I; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

schwanken die Prozentsätze für die gr. Sa. zwischen 25,0 und 6,4%, i. D. 14,8%. Auf nur noch 10,0—0,8%, i. D. 3,8% B · I kamen immerhin noch 13,8—4,0%, i. D. 9,9% *l* · I. Das Verhältnis ist 1:2,6. Der Unterschied ist noch größer geworden. Die Differenz der B · I + *l* · I = 13,7% gegenüber dem Samenansatz (14,8%) ist 1,1%.

Noch mehr als für die B · *l* × Typ A-Kreuzungen gilt das dort Gesagte, daß nämlich ohne die Untersuchungen über die Wirkung von Früh- und Spätbestäubung der hier erhaltene Befund nicht hätte verstanden werden können. Die B-Samenanlagen altern schneller als die *l*-Samenanlagen und ziehen dementsprechend die I-Schläuche weniger gut mehr an, während im Zustand der besten Reife die B- und *l*-Samenanlagen etwa gleich häufig befruchtet werden, so wie das im oberen Drittel der Fall ist; hernach ist es anders. Da nach unten im Fruchtknoten das Altern der Samenanlagen zunimmt, ist die Abnahme bei den B-Samenanlagen stärker als bei den *l*-Samenanlagen. Setzen wir den Durchschnittswert für die B · I der oberen Drittel (25,7%) = 100% ein, so haben wir im mittleren Drittel davon noch 55,2%, im unteren nur noch 14,8%. Bei den *l*-Samenanlagen sind die entsprechenden

Werte 100,0, 73,0 und 34,3%. Darin drückt sich das verschiedene Altern der B- und *l*-Samenanlagen aus.

c) Die Kreuzungen B · l × Typ A × I · I

Die obere Kurve der Abb. 8 für den Samenansatz bei den 19 ausgezählten ganzen Ka zeigt, daß dieser von der 11. Ka an stark abnimmt. Wodurch das bedingt ist, kann nicht gesagt werden. Die Kreuzungen mit I · I ♂ setzen erfahrungsgemäß oft recht verschieden gut an. Aus den mittleren Kurven der Abb. 8 für die Auszählungen der gedrittelten Ka 1—10 lesen wir ab, daß die großen Samen vom oberen zum unteren Drittel stark abnehmen. Die Unterschiede sind nicht so groß wie bei den B · l × I · I-Kreuzungen. Das zeigt auch ein Vergleich jeweils der unteren Kurven der Abb. 6 und 8. Hier sind die Prozentsätze der großen Samen nach fallenden Werten angeordnet. Die geringeren Unterschiede im Samenansatz sind dadurch bedingt, daß bei den B · l × Typ A × I · I-Kreuzungen mit v-Pollen vorbestäubt worden ist. Ein gut Teil der *l*-Samenanlagen wurde durch die v-Schläuche befruchtet, während diese gleich wie die B-Samenanlagen in den B · l × I · I-Kreuzungen wegen Überalterung die I-Schläuche nicht mehr gut chemotropisch anziehen konnten. Von der 11. Ka an nehmen im oberen und mittleren Drittel die großen Samen wesentlich stärker ab als im unteren Drittel. Man könnte vermuten, daß zu wenig I-Schläuche herunterwuchsen, weil der I-Pollen aus der Nachbestäubung auf der zu alt gewordenen Narbe schlechter keimte.

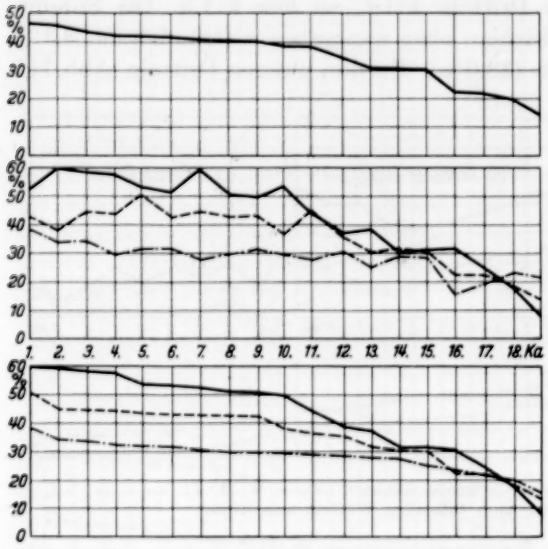


Abb. 8. B · l × Typ A (v) × I · I. Obere Kurve: Der Samenansatz der ganzen Kapseln; mittlere Kurven: % große Samen im oberen Drittel ———, mittleren Drittel – – –, unteren Drittel —·—·—; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

Die Samen der Ka 1—10 wurden ausgelegt. Das Ergebnis der Aufzuchten ist in der Abb. 9 dargestellt. In der oberen Kurve der Abb. 9a sind die Prozentsätze der gr. Sa. der oberen Drittel eingetragen. Gezählt wurden 59,9—49,8%, i. D. 54,6%. Aus der Vorbestäubung stammen die 16,9—4,2%, i. D. 12,3% *l* · v. In den verschiedenen Ka sind diese

recht verschieden häufig. Das ist immer wieder festzustellen. Offenbar befinden sich die Samenanlagen bei den verschiedenen Fruchtknoten nicht im gleichen Reifezustand und ziehen demzufolge die v-Schläuche verschieden gut chemotropisch an. Das ist nicht so verwunderlich, denn es ist unmöglich, die verschiedenen Knospen im genau gleichen Entwicklungszustand zu kastrieren. Auch können gelegentlich zu wenig v-Schläuche heruntergewachsen sein. Aus der Nachbestäubung stammen die 21,0—9,5%, i. D. 13,2% $l \cdot$ I. Im allgemeinen ist es so, daß, wenn infolge der Vorbestäubung mit v-Pollen viel $l \cdot$ v entstanden waren, es weniger $l \cdot$ I sind und umgekehrt. So kommt es, daß die Summen-

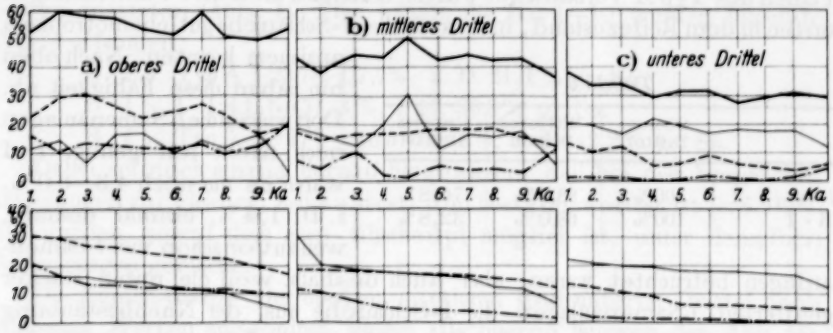


Abb. 9a—c. B · l × Typ A (v) × I · I. ——— % große Samen; ——— % $l \cdot$ v; – – – % B · I; —·—·— % $l \cdot$ I; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

werte jeweils der $l \cdot$ v und $l \cdot$ I zwischen 28,8 und 20,4% liegen. Die Schwankungen sind geringer. Der Durchschnitt für die $l \cdot$ v + $l \cdot$ I ist 25,5%. Die I-Schläuche haben also die von den v-Schläuchen zuvor nicht aufgesuchten l-Samenanlagen befruchten können, aber doch nicht alle, denn wir werden mit 30% l-Samenanlagen rechnen können, gelegentlich mit noch mehr. B · I waren es 30,9—17,0%, i. D. 24,4%. Sie sind beinahe so häufig wie die $l \cdot$ v und $l \cdot$ I zusammen. Die B-Samenanlagen wurden von den v-Schläuchen der Vorbestäubung nicht befruchtet.

In den mittleren Dritteln wurden 50,2—36,6%, i. D. 42,8% gr. Sa. gezählt, also weniger als in den oberen Dritteln. Trotzdem waren die $l \cdot$ v mit 30,5—6,5%, i. D. 16,6% (bzw. 20,2—6,5%, i. D. 13,5%, denn der erste Wert fällt heraus) häufiger als in den oberen Dritteln. Deshalb konnten die I-Schläuche weniger l-Samenanlagen noch befruchten. Gezählt wurden 11,8—1,4%, i. D. 5,5% $l \cdot$ I. Die $l \cdot$ v + $l \cdot$ I sind mit 31,9—17,1%, i. D. 22,1% weniger häufig als bei den oberen Dritteln mit 25,5%. Das ist verständlich, denn die l-Samenanlagen der mittleren Drittel waren inzwischen gealtert, noch nicht aber diejenigen der oberen Drittel. Jene konnten deshalb die I-Schläuche aus der Nachbestäubung

nicht mehr so gut chemotropisch anziehen. Setzen wir den Durchschnittswert 25,5% für die $l \cdot v + l \cdot I$ in den oberen Dritteln = 100%, so haben wir für die mittleren Drittel ein Absinken auf 86,7%. B · I wurden 18,4—12,6%, i. D. 16,6% gezählt, also aus den gleichen Gründen wie oben ausgeführt viel mehr als $l \cdot I$. Sie haben aber stärker abgenommen, nämlich von dem gleich 100% gesetzten Durchschnittswert (24,4%) der oberen Drittel auf 68,0%. Das ist wieder ein Hinweis darauf, daß die B-Samenanlagen schneller altern als die *l*-Samenanlagen. Noch ausgesprochener ist das bei den unteren Dritteln. Hier waren die $l \cdot v$ mit 22,0—12,8%, i. D. 18,2% am häufigsten. Als mit dem Pollen des Typ A vorbestäubt wurde, befanden sich die *l*-Samenanlagen unten in dem Reifezustand, in dem sie die v-Schläuche gut chemotropisch anziehen konnten. Nach oben hin nahm diese Fähigkeit ab. Dort waren die *l*-Samenanlagen noch nicht reif genug. $l \cdot I$ waren es nur noch 4,3—0,0%, i. D. 1,4%, einmal deshalb, weil zuvor schon viel *l*-Samenanlagen befruchtet waren, aber auch deshalb, weil die unten stärker gealterten *l*-Samenanlagen die I-Schläuche aus der Nachbestäubung nicht mehr gut anlockten. Die Summe $l \cdot v + l \cdot I$ ist nur noch 22,0 bis 17,1%, i. D. 19,6%. Ihr Anteil ist gegenüber dem in den oberen Dritteln auf 76,8% abgesunken.

Tabelle 6

	Oberes Drittel	Mittleres Drittel	Unteres Drittel
$l \cdot v + l \cdot I$	100%	86,7%	76,8%
B · I	100%	68,0%	32,8%

B · I wurden 13,6—4,4%, i. D. 8,0% gezählt, also noch weniger als im mittleren Drittel. Die rascher gealterten B-Samenanlagen konnten die I-Schläuche nicht mehr gut anziehen.

Das verschiedene Altern zeigt noch einmal die Zusammenstellung, bei der die Anteile der $l \cdot v + l \cdot I$, wie oben angeführt, sowie der B · I auf die Werte der oberen Drittel = 100% bezogen sind (Tabelle 6).

Die Frage war gewesen, ob die I-Schläuche aus der Nachbestäubung die nicht befruchteten *l*-, besonders aber die zuvor ausgesparten B-Samenanlagen über den ganzen Fruchtknoten hin befruchten. Die Untersuchungen haben das bestätigt. Dabei muß noch offen bleiben, ob die I-Schläuche auch wieder unten im Fruchtknoten zu befruchten beginnen. Wenn wir die mittleren Kurven der Abb. 8 betrachten, möchte man das annehmen. Denn die Samenansätze in den oberen Dritteln nehmen stärker ab als in den mittleren und unteren. Wenn von der 11. Ka an der geringere Samenansatz insgesamt dadurch bedingt wäre, daß zu wenig I-Schläuche herunterwuchsen, so würde die verschieden starke Abnahme darauf hindeuten, daß die I-Schläuche erst ganz durch den Fruchtknoten wuchsen und entsprechend den Bedingungen noch befruchten konnten. Aber für die Samenanlagen des

mittleren und besonders des oberen Drittels reichten die I-Schläuche nicht mehr aus.

3. Vergleich der Kreuzungen

Durch die Kreuzungen B · *l* × Typ A × I · I ist zwar gezeigt worden, daß die I-Schläuche die von den v-Schläuchen ausgesparten B-Samenanlagen aber auch noch einen Teil der *l*-Samenanlagen befruchten. Jedoch erst der Vergleich mit den B · *l* × I · I- und auch B · *l* × Typ A-Kreuzungen kann Aufschluß darüber geben, ob die Deutung der Befunde richtig ist. In Abschnitt 1 ist schon hervorgehoben worden, daß auffallenderweise gerade die B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen am besten ansetzten (Abb. 1). Für jeweils die Ka 1—10 wurden folgende Werte gefunden:

B · *l* × Typ A: 23,7—17,7%, i. D. 21,1% gr. Sa.
B · *l* × I · I: 41,6—31,3%, i. D. 36,3% gr. Sa.
B · *l* × Typ A × I · I: 46,5—38,8%, i. D. 42,2% gr. Sa.

Dabei sei noch einmal darauf hingewiesen, daß bei den Vergleichskreuzungen zur gleichen Zeit kastriert und bestäubt worden ist (s. S. 169). Sie wurden, soweit das eben überhaupt möglich ist, unter denselben Bedingungen gemacht.

Die Samenansätze der oberen, mittleren und unteren Drittel nach fallenden Werten angeordnet zeigen die oberen Kurven der Abb. 10. Folgende Werte wurden gefunden:

Tabelle 7

	Samenansätze der Ka 1—10 im		
	oberen Drittel	mittleren Drittel	unteren Drittel
B · *l* × Typ A	25,9—13,1 i. D. 18,9	25,0—19,5 i. D. 22,2	28,4—17,4 i. D. 23,0
B · *l* × Typ A × I · I	59,9—49,8 i. D. 54,6	50,2—36,6 i. D. 42,8	38,2—27,3 i. D. 31,6
B · *l* × I · I	70,1—52,3 i. D. 62,1	46,3—31,0 i. D. 38,6	25,0— 6,4 i. D. 14,8

Auffallenderweise sind es bei den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen, verglichen mit den B · *l* × I · I-Kreuzungen im oberen Drittel nur 7,5% weniger, im mittleren Drittel aber um 4,2% und im unteren Drittel sogar um 16,8% mehr große Samen gezählt worden. Deshalb ist trotz des geringen Samenansatzes im oberen Drittel derjenige der ganzen Ka doch um 5,9% höher. Da die B-Samenanlagen durch die v-Schläuche nicht befruchtet werden, müßten die B · I in den Kreuzungen B · *l* × Typ A × I · I und B · *l* × I · I gleich häufig sein. An B · I wurden gezählt:

Tabelle 8

	% B · I im		
	oberen Drittel	mittleren Drittel	unteren Drittel
B · *l* × I · I	32,0—18,7 i. D. 25,7%	19,1— 8,7 i. D. 14,2%	10,0—0,8 i. D. 3,8%
B · *l* × Typ A × I · I	30,9—17,0 i. D. 24,4%	18,4—12,6 i. D. 16,6%	13,6—4,4 i. D. 8,0%

Sowohl die Zusammenstellung als auch die Kurven für die B · I der Abb. 10 zeigen, daß die B · I bei den beiden Vergleichskreuzungen im oberen Drittel gleich häufig sind, aber in den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen im mittleren Drittel um durchschnittlich 2,4% und im unteren um 4,2% häufiger sind. Wir stellen zu unserer Überraschung fest, daß die I-Schläuche bei den Kreuzungen mit Vorbestäubung die B-Samenanlagen unten und in der Mitte des Fruchtknotens häufiger

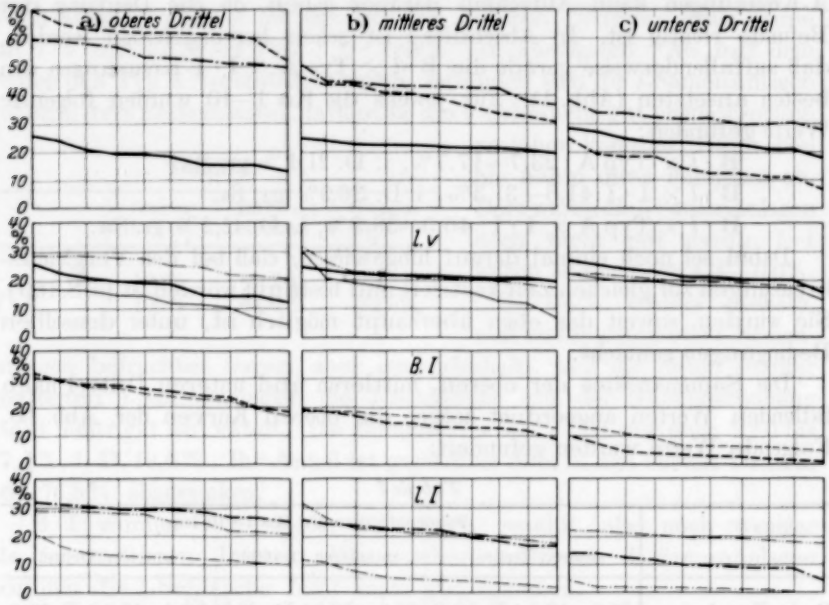


Abb. 10 a—c. Obere Kurven: % große Samen bei den Kreuzungen. ——— B · *l* × Typ A (v); — · — · — B · *l* × Typ A (v) × I · I; — — — B · *l* × I · I. Untere Kurven: ——— % *l* · v aus B · *l* × Typ A (v); ——— % *l* · v aus B · *l* × Typ A (v) × I · I; — ·· — ·· —; % *l* · v + *l* · I aus B · *l* × Typ A (v) × I · I; — — — % B · I aus B · *l* × I · I; ——— % B · I aus B · *l* × Typ A (v) × I · I; — · — · — % *l* · I aus B · l × I · I; — · — · — % *l* · I aus B · *l* × Typ A (v) × I · I; — ·· — ·· — % *l* · v + *l* · I aus B · *l* × Typ A (v) × I · I. Durchweg nach fallenden Werten angeordnet

befruchten als bei den B · *l* × I · I-Kreuzungen. Daraus kann man zunächst schließen, daß sie auch den gleichen Weg nehmen, obwohl die v-Schläuche zuvor die Gewebe durchwachsen haben. Warum sind es aber mehr B · I?

Eine Möglichkeit wurde oben schon angegeben, daß nämlich die I-Schläuche in diesem Fall besser auf die chemotropisch wirksamen Stoffe reagieren als wenn sie, wie in den B · *l* × I · I-Kreuzungen, sich erst selbst ihren Weg bahnen müssen.

Eine andere Möglichkeit wäre, daß die B-Samenanlagen weniger schnell altern, wenn die *l*-Samenanlagen zu einem großen Teil von den v-Schläuchen befruchtet wurden, was doch sicher eine Umstellung des

ganzen physiologischen Geschehens zur Folge hat. Setzen wir den durchschnittlichen Prozentsatz der B · I jeweils im oberen Drittel = 100% und beziehen darauf die Durchschnittswerte im mittleren und unteren Drittel, so erhalten wir folgende Werte:

Tabelle 9

% B · I bezogen auf den Prozentsatz des oberen Drittels = 100 %

Kreuzung	Oberes Drittel	Mittleres Drittel	Unteres Drittel
B · *l* × I · I	100%	55,2%	14,8%
B · *l* × Typ A × I · I	100%	68,0%	32,8%

Diese Zahlen besagen ja grundsätzlich nichts anderes, als die in der Zusammenstellung zuvor oder die Kurven für die B · I in Abb. 10. Aber sie veranschaulichen noch besser den Unterschied zwischen den beiden Kreuzungen.

Wenden wir uns nun den *l* · v zu. Folgende Grenz- und Durchschnittswerte wurden gefunden:

Tabelle 10

	% *l* · v im		
	oberen Drittel	mittleren Drittel	unteren Drittel
B · *l* × Typ A	25,9—12,3 i. D. 18,3%	24,6—19,5 i. D. 21,7%	26,9—15,6 i. D. 21,6%
B · *l* × Typ A × I · I	16,9— 4,2 i. D. 12,3%	30,5— 6,5 i. D. 16,6%	22,0—12,8 i. D. 18,2%
Differenz:	6,0%	5,1%	3,4%

Es sind also, wie die Kurven für die *l* · v der Abb. 10 anschaulich zeigen, in den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen auf jeden Fall weniger *l* · v als in den B · *l* × Typ A-Kreuzungen. Der eine Wert von 30,5% bei dem mittleren Drittel fällt ganz heraus. Von unten nach oben nehmen die Differenzen zu. Daß es in den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen weniger *l* · v sind, ist sicher dadurch bedingt, daß hier die I-Schläuche mit den v-Schläuchen um die *l*-Samenanlagen konkurrieren. Nun wurde 27 Std nach der Vorbestäubung mit dem Pollen des Typ A mit I-Pollen nachbestäubt. Man sollte annehmen, daß in der Zeit die v-Schläuche die *l*-Samenanlagen entsprechend den Affinitäten *l*—v hätten befruchten können. Aber das ist offenbar nicht der Fall. Da, wie SCHNEIDER zeigt, die Pollenschläuche in wenigen Stunden die Griffel durchwachsen, müssen die weiteren Befruchtungsvorgänge unten im Fruchtknoten irgendwie so verlangsamt werden, daß die später herunterwachsenden I-Schläuche doch noch konkurrieren können und zwar am besten im oberen Drittel. Dort sind es aber auch bei den

Tabelle 11

		Oberes Drittel	Mittleres Drittel	Unteres Drittel
B · *l* × I · I	*l* · I	32,0—25,1 i.D. 28,9%	25,6—16,3 i. D. 21,1%	13,8— 4,0 i.D. 9,9%
B · *l* × Typ A (v) × I · I	*l* · v	16,9— 4,2 i.D. 12,3%	30,5— 6,5 i.D. 16,6%	22,0—12,8 i.D. 18,2%
Differenz:		15,1—21,9 i.D. 16,6%	0— 9,8 i.D. 4,5%	—
B · *l* × Typ A (v) × I · I	*l* · I	21,0— 9,5 i.D. 13,2%	11,8— 1,4 i.D. 5,5%	4,3— 0,0 i.D. 1,4%
B · *l* × Typ A (v) × I · I	*l* · v + *l* · I	28,8—20,4 i.D. 25,5%	31,9—17,1 i.D. 22,1%	22,0—17,1 i.D. 19,6%

B · *l* × Typ A-Kreuzungen am wenigsten *l* · v, weil die *l*-Samenanlagen noch nicht reif genug waren, um die v-Schläuche so gut anzuziehen wie weiter unten. Dann ist es vielleicht so, daß die Samenanlagen mit besserem chemotropischem Anziehungsvermögen auch relativ schneller befruchtet werden. In diesem Fall schneiden die I-Schläuche in der Konkurrenz um die *l*-Samenanlagen schlechter ab.

Abschließend soll die Häufigkeit der *l* · I in den verschiedenen Aufzuchten verglichen werden.

Für die *l* · I aus den B · *l* × I · I-Kreuzungen sind die in der ersten Reihe angegebenen Werte gefunden worden. Die Kurven für diese zeigt Abb. 10.

In den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen können es natürlich nicht so viel sein, weil ja zuvor schon ein Teil der *l*-Samenanlagen durch die v-Schläuche aus der Vorbestäubung befruchtet wurde. Wieviel es waren, ist aus Tabelle 11 zu entnehmen. Nun haben frühere Untersuchungen ergeben, daß die Pollenschläuche aus der Nachbestäubung nur noch so viele Samenanlagen befruchten können, als der Differenz entspricht. Wenn also beispielsweise bei einer B · *l* × I · I-Kreuzung 32,0% *l*-Samenanlagen befruchtet werden, so können bei den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen, sofern durch die vorauseilenden v-Schläuche 16,9% befruchtet werden, durch die I-Schläuche höchstenfalls noch 32,0—16,9 = 15,1% befruchtet werden. Wieviele *l* · I in den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen tatsächlich gefunden wurden, steht in Tabelle 11. Die Übereinstimmung mit den Erwartungen ist auffallend gut. Demnach muß sich die Summenkurve *l* · v + *l* · I mit derjenigen für die *l* · I aus den Vergleichskreuzungen decken. Tatsächlich liegt aber die Kurve für *l* · v + *l* · I im oberen Drittel, wie Abb. 10 zeigt, durchweg unter der für die *l* · I aus den B · *l* × I · I-Kreuzungen. Der Durchschnittswert 13,2% bleibt auch um 3,4% unter dem eigentlich zu erwartenden Wert von 16,6%. Nun wird man einwenden können, das seien Zahlenspielereien.

Aber auch die B · I aus den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen sind im oberen Drittel weniger häufig als die B · I aus den B · *l* × I · I-Kreuzungen. Allerdings ist der Unterschied nur angedeutet.

Bei den mittleren Dritteln sind viel mehr *l* · v als zuvor entstanden; dementsprechend müssen es weniger *l* · I sein. Das ist, wie die Tabelle und die Abb. 10 zeigt, auch der Fall. Der gefundene Durchschnittswert von 5,5% ist nur wenig höher als der berechnete (4,5%). Die Kurven für die *l* · I aus B · *l* × I · I und *l* · v + *l* · I aus B · *l* × Typ A × I · I decken sich fast. Der erste Wert fällt heraus, weil in einer Kreuzung 30,5% *l* · v gezählt wurden. Daß in eben dieser Kreuzung doch noch 1,4% *l* · I aus der Nachbestäubung entstehen konnten, ist überraschend. Die Samenanlagen müssen sich in dem Zustand befunden haben, da sie die Pollenschläuche optimal anziehen konnten, also 30,5% v-Schläuche und 1,4% I-Schläuche, zusammen 31,9%. Der Höchstwert für die *l* · I in den B · *l* × I · I-Kreuzungen beträgt 32,0%.

Ganz überraschend ist, daß in den unteren Dritteln, bei denen durchschnittlich 18,2% *l*-Samenanlagen durch die v-Schläuche bereits befruchtet wurden, überhaupt noch *l* · I (4,3—0,0, i. D. 1,4%) auftraten, denn in den B · *l* × I · I-Kreuzungen wurden ja nur 13,8—4,0%, i. D. 9,9% *l* · I gezählt. Eigentlich hätte demnach keine *l*-Samenanlage mehr imstande sein sollen, noch die I-Schläuche anzulocken. Aber es war doch der Fall. So kommt es, daß die Kurve für die *l* · v + *l* · I weit über der für die *l* · I der B · *l* × I · I-Kreuzungen liegt. Es waren aber auch mehr B · I in den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen gewesen als in den B · *l* × I · I-Kreuzungen. Diese Übereinstimmung ist kein Zufall. So wird auch hier die gleiche Erklärung gelten, nämlich, daß die unbefruchtet gebliebenen *l*-Samenanlagen gleich wie die B-Samenanlagen weniger schnell altern, sofern benachbarte Samenanlagen im Fruchtknoten befruchtet worden waren.

Tabelle 12

	Oberes Drittel		Mittleres Drittel	Unteres Drittel
l · v + *l* · I	(25,5%)	100%	86,7%	76,8%
l · I	(28,9%)	100%	73,0%	34,3%

Setzen wir den Durchschnittswert für die *l* · v + *l* · I aus den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen in den oberen Dritteln = 100%, so haben wir bei den anderen Dritteln einen Abfall auf nur 76,8%, bei den *l* · I aus den B · *l* × I · I-Kreuzungen aber auf 34,3%. Wenn aber in angegebener Weise das Altern der Samenanlagen verzögert wird, könnte das auch für das Reifen gelten. Bei den B · *l* × I · I-Kreuzungen müssen sich die Samenanlagen im oberen Drittel, wenn nicht alle, so doch viele,

in dem Zustand befunden haben, da sie die I-Schläuche optimal anziehen, denn so hohe Werte für die $l \cdot$ I wurden sonst nicht gefunden (Abb. 9). Die Kurve für die $l \cdot$ v + $l \cdot$ I aus den B · l × Typ A × I · I-Kreuzungen liegt darunter. Die I-Schläuche aus der Nachbestäubung wurden nicht so gut angezogen, weil aus angegebenen Gründen die l-Samenanlagen noch nicht den Zustand größter Reife erreicht haben. Bei den B-Samenanlagen ist dies nur angedeutet.

Wie dem auch sei, jedenfalls ist nachgewiesen, daß die I-Schläuche aus der Nachbestäubung die zuvor ganz ausgesparten B-Samenanlagen und die noch nicht befruchteten l-Samenanlagen durch den ganzen Fruchtknoten von unten bis oben hin befruchten können, ein Befund, der gewiß nicht selbstverständlich ist.

Durch frühere Versuche wurde nachgewiesen, daß die l-Samenanlagen der B · l durch die l-Schläuche nur zu einem kleinen Prozentsatz befruchtet werden. Damit war die Möglichkeit gegeben, durch andere Kreuzungen ebenfalls die Frage anzugehen, wie Pollenschläuche aus Nachbestäubungen die zuvor übrig gebliebenen Samenanlagen befruchten. Über die 2. Gruppe von Vergleichskreuzungen wird in dem Abschnitt II berichtet.

II. Die Kreuzungen der B · l ♀♀ mit l · II und hsc · hsc ♂♂

Den einen Kreuzungspartner, nämlich die *Oe. Berteriana* (B · l), kennen wir aus dem vorigen Abschnitt. Die l · II stammt aus Kreuzungen mit der aus der ursprünglichen Kreuzung *Oe. Berteriana* (B · l) × *Oe. odorata* (v · I) erhaltenen l · I. Sie ist eine halbheterogame Komplexheterozygote, bei der durch den Pollen nur der l-Komplex der B · l vererbt wird. Die hier verwendete l · II hatte ungetupfte Petalen. (Von den 7 l-Chromosomen des ursprünglichen l-Komplexes ist das l_2-Chromosom mit dem Faktor T für Tupfung gegen das I_2-Chromosom ohne Tupfungsfaktor ausgetauscht.) Die *Oe. scabra* (hsc · hsc) ist eine Homozygote nur mit hsc-Pollen.

Auch diese Kreuzungen wurden, soweit überhaupt möglich, unter den gleichen Bedingungen gemacht. Das zeigt die Zusammenstellung.

Tabelle 13

	Kastriert	Bestäubt	Nachbestäubt
B · l × l · II	27. 7. 17h	28. 7. 17h (24h)	
B · l × l · II × hsc · hsc	27. 7. 17h	28. 7. 17h (24h)	29. 7. 17h (48h)
B · l × hsc · hsc	27. 7. 17h		29. 7. 17h (48h)
B · l × l · II	28. 7. 11h	29. 7. 15h (28h)	
B · l × l · II × hsc · hsc	28. 7. 11h	29. 7. 15h (28h)	30. 7. 15h (52h)
B · l × hsc · hsc	28. 7. 11h		30. 7. 15h (52h)

Die Kastrationen konnten nicht alle an einem Tag gemacht werden. Für jede Kreuzung wurden je 10 Knospen am 27. 7. und 28. 7. kastriert. Die Kreuzungen setzten zum Teil sehr schlecht an. Das mag daran liegen, daß die Antheren der $l \cdot$ II oft sehr steril sind, so daß man Mühe hat, die für die Bestäubung nötigen Knospen zusammenzubringen. Da kann es schon vorkommen, daß man trotz aller Sorgfalt doch einmal zu wenig Pollen auf die Narbenschenkel bringt.

So werden nun im folgenden nur die Auszählungen von 10 Ka und entsprechend vielen Aufzuchten besprochen.

1. Der Samenansatz bei den ganzen Kapseln. Die Aufzuchten

Die B $\cdot$ $l \times l \cdot$ II-Kreuzungen setzten mit 25,0—8,6%, i. D. 13,8% gr. Sa. am schlechtesten an (Abb. 11), weil die l-Samenanlagen durch die l-Schläuche nicht oder nur wenig befruchtet werden. Bei den B $\cdot$ $l \times$ hsc $\cdot$ hsc-Kreuzungen wurden 40,1—31,6%, i. D. 35,4% und bei den B $\cdot$ $l \times l \cdot$ II $\times$ hsc $\cdot$ hsc-Kreuzungen 40,7—27,4%, i. D. 32,3% gr. Sa. gezählt, also um 3,1% weniger als in den Vergleichskreuzungen nur mit hsc $\cdot$ hsc.

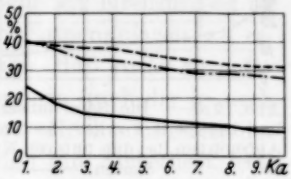


Abb. 11. Der Samenansatz bei den Kreuzungen. ——— B $\cdot$ $l \times l \cdot$ II; — — — B $\cdot$ $l \times$ hsc $\cdot$ hsc; —·—·— B $\cdot$ $l \times l \cdot$ II $\times$ hsc $\cdot$ hsc

Die Samen keimten sehr gut, weil nur wenige taub waren. Die Durchschnittswerte sind:

Tabelle 14

B $\cdot$ $l \times l \cdot$ II	0,7% taube Samen	94,8% gekeimt
B $\cdot$ $l \times l \cdot$ II $\times$ hsc $\cdot$ hsc	0,6% taube Samen	97,7% gekeimt
B $\cdot$ $l \times$ hsc $\cdot$ hsc	0,5% taube Samen	98,6% gekeimt

Die tauben Samen fehlen auch in den B $\cdot$ $l \times$ hsc $\cdot$ hsc-Kreuzungen nicht und nehmen dann geringfügig in den anderen Kreuzungen zu. Dementsprechend wird die Keimung schlechter. Aber die Unterschiede sind sehr gering. Immerhin mögen in den ersten beiden Kreuzungen ein paar $l \cdot l$ entstanden sein, aber es sind so wenig, daß wir sie vernachlässigen können. In anderen Jahren waren sie häufiger gewesen.

Das Ergebnis der Aufzuchten zeigt Abb. 12. Die Ausfälle waren durchweg sehr gering. In den B $\cdot$ $l \times l \cdot$ II-Kreuzungen waren es 23,2—8,1%, i. D. 13,0% B $\cdot$ l (Abb. 12a), 20,3—14,2%, i. D. 16,1% B $\cdot$ hsc und 23,7—14,5%, i. D. 17,5% $l \cdot$ hsc in den B $\cdot$ $l \times$ hsc $\cdot$ hsc-Kreuzungen (Abb. 12c). Gelegentlich sind die $l \cdot$ hsc häufiger als die B $\cdot$ hsc. Das kommt daher, daß die B-Samenanlagen rascher altern als die l-Samenanlagen. Es wurde immerhin 48—52 Std nach der Kastration bestäubt. Deshalb sind die B $\cdot$ hsc und $l \cdot$ hsc nicht gerade häufig.

Die Abb. 12b für die B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen zeigt, wie wechselnd die Anteile der verschiedenen Formen in den einzelnen Aufzuchten sind. Ordnen wir nach fallenden Werten an, so haben wir 11,9—0,8%, i. D. 5,8% B · *l*. Gegenüber den B · *l* × *l* · II-Kreuzungen haben die B · *l* stark abgenommen, im Durchschnitt um 7,2%. Die 18,3—4,3 i. D. 10,6% B · hsc und 19,4—10,5 i. D. 14,0% *l* · hsc stammen aus der Nachbestäubung.

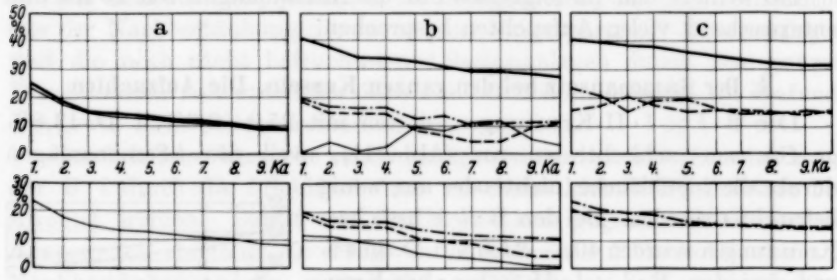


Abb. 12a—c. Die Samenansätze bei den Kreuzungen. **a** B · *l* × *l* · II; **b** B · *l* × *l* · II × hsc · hsc; **c** B · *l* × hsc · hsc und die prozentualen Anteile der aufgetretenen Formen in den Aufzuchten (bei den unteren Kurven nach fallenden Werten angeordnet). ——— % große Samen; ——— % B · *l*; – – – % B · hsc; —·—·— % *l* · hsc

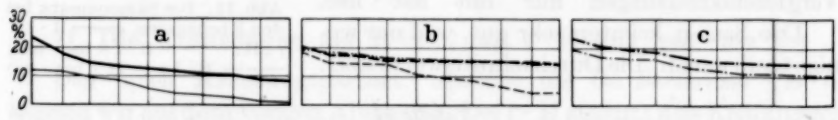


Abb. 13a—c. Die Anteile der **a** B · *l* aus B · *l* × *l* · II ———, B · *l* aus B · *l* × *l* · II × hsc · hsc ———; **b** B · hsc aus B · *l* × hsc · hsc – – –, B · hsc aus B · *l* × *l* · II × hsc · hsc – – –, B · *l* + B · hsc aus B · *l* × *l* · II × hsc · hsc —··—··—; **c** *l* · hsc aus B · *l* × hsc · hsc —·—·—, *l* · hsc aus B · *l* × *l* · II × hsc · hsc —·—·—

An Hand der Abb. 13 können wir die 3 Kreuzungsgruppen vergleichen. Die B · *l* haben in den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen mit 5,8% i. D. gegenüber 13,0% i. D. bei den B · *l* × *l* · II-Kreuzungen um 7,2% abgenommen, weil eben die hsc-Schläuche aus der Nachbestäubung doch noch mit den *l*-Schläuchen um die B-Samenanlagen konkurrieren konnten, obwohl diese 24—28 Std Vorsprung hatten.

Immerhin sind doch ein Teil der B-Samenanlagen befruchtet. Dementsprechend werden die hsc-Schläuche weniger B-Samenanlagen befruchten können als in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen. Tatsächlich sind, wie Abb. 13b zeigt, die B · hsc mit 10,6% i. D. in den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen weniger häufig als in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen mit 16,1%. Nun haben wir immer wieder feststellen können, daß die Zahl der Samenanlagen, die befruchtet werden können, begrenzt wird durch die Affinität dieser zu den befruchtenden Pollenschläuchen. Daß diese Affinitäten in Abhängigkeit von den äußeren und inneren Bedingungen recht unterschiedlich sein können, sei beiläufig erwähnt.

Wenn in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen 20,3—14,2 i. D. 16,1% B · hsc gezählt wurden, wurden entsprechend viel B-Samenanlagen durch die hsc-Schläuche befruchtet. In den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen müßte das auch der Fall sein, die zuvor durch die *l*-Schläuche befruchteten mit eingeschlossen. Es muß die Summe B · *l* + B · hsc bei den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen so groß sein wie der Anteil der B · hsc in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen.

Für jede Aufzucht der B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen wurden die B · *l* + B · hsc zusammengezählt. Nach fallenden Werten angeordnet haben wir 19,1—14,3 i. D. 16,4% B · *l* + B · hsc. 20,3—14,2 i. D. 16,1% B · hsc waren es in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen. Die Kurven für beide in der Abb. 13 decken sich fast. Die Übereinstimmung ist erstaunlich gut.

Im Vergleich mit den im Abschnitt I besprochenen Kreuzungen ist bei diesen kein Einfluß der zuvor befruchteten Samenanlagen zu erkennen. Aber es hat sich immer wieder ergeben, daß nicht nur der Zustand der Samenanlagen eine Rolle spielt, sondern auch die je nach der genetischen Konstitution recht verschiedene Reaktionsnorm der Pollenschläuche. Was in den einen Versuchsserien mit Sicherheit festgestellt wurde, braucht deshalb in anderen nicht auch gefunden zu werden.

Man hätte erwarten können, daß die *l* · hsc sowohl in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen wie in den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen gleich häufig sind, denn Bestäubung und Kastration liegen gleich weit auseinander. Aber in letzteren sind sie weniger häufig als in ersteren (s. Abb. 13c). Der Unterschied beträgt i. D. 3,5%. Um 3,1% war der Samenansatz bei den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen niedriger als in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen. Der Unterschied ist allein durch die Abnahme bei den *l* · hsc bedingt.

So haben diese Kreuzungen grundsätzlich frühere Befunde bestätigt. Sie zeigen aber auch schon, daß die hsc-Schläuche aus der Nachbestäubung bei den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen fast in gleicher Weise befruchten wie die hsc-Schläuche bei den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen.

Wie sind aber die Verhältnisse oben, in der Mitte und unten im Fruchtknoten? Um diese Frage beantworten zu können, wurden die Ka in gleicher Weise wie oben beschrieben gedrittelt.

2. Der Samenansatz bei den Kapsel-Dritteln. Die Aufzuchten

a) Die Kreuzungen B · l × l · II

In der Abb. 14 ist oben noch einmal die Kurve für den Samenansatz der ganzen Ka gezeichnet, darunter die entsprechenden für die zugehörigen Drittel. Die Schwankungen sind bemerkenswert gering. So erkennt man, was dann auch die Kurven unten mit den nach fallenden

Werten angeordneten Prozentsätzen zeigen, daß in allen Dritteln ungefähr gleich viel gr. Sa. gezählt wurden. Die Grenz- und Durchschnittswerte dafür sowie für die B · *l* aus den einzelnen Aufzuchten sind:

Tabelle 15

Oberes Drittel	26,4— 5,0 i. D. 13,6% gr. Sa.	24,3— 5,0 i. D. 12,8% B · *l*
Mittleres Drittel	22,6— 6,7 i. D. 12,4% gr. Sa.	20,6— 5,7 i. D. 11,8% B · *l*
Unteres Drittel	26,0—10,8 i. D. 15,5% gr. Sa.	24,7—10,1 i. D. 14,6% B · *l*

Im unteren Drittel sind es etwas mehr gr. Sa. bzw. B · *l*. Aber sehr groß ist der Unterschied nicht.

Zunächst fällt auf, daß die B · *l* so wenig häufig sind. In früheren Jahren war als Affinität B—*l* = 24,2 bzw. 27,4 gefunden worden und zwar als Durchschnittswert aus mehreren Kreuzungen. Dieser wurde höchstens in der ersten Ka mit insgesamt 25% gr. Sa. und 23,2% B · *l* in der Aufzucht erreicht. Schon in der nächsten sind es nur noch 18,7% gr. Sa. und 17,4% B · *l*. Bleiben wir bei der ersten Ka, so waren es bei dieser im oberen Drittel 26,4% gr. Sa. und 24,3% B · *l*, im mittleren Drittel 22,6% gr. Sa. und 20,6% B · *l* und im unteren 26,0% gr. Sa. und 24,7% B · *l*. Die Befruchtung der B-Samenanlagen durch die *l*-Schläuche erfolgt also ziemlich gleichartig im Fruchtknoten. Das ist überraschend, denn die B-Samenanlagen befinden sich nach sonstigen Untersuchungen in den verschiedenen Abschnitten in einem verschiedenen Reifezustand und ziehen die Pollenschläuche dementsprechend verschieden gut an. Man hätte erwarten können, daß aus diesem Grund der Samenansatz von unten nach oben abnimmt. Das ist aber auffallenderweise nicht der Fall, auch nicht in den Ka, bei denen der Gesamtbetrag an großen Samen stark abfällt. Gerade bei diesen hätte man, sofern der schlechtere Samenansatz dadurch bedingt ist, daß zu wenig *l*-Schläuche herunterwachsen, ein bevorzugtes Befruchten der B-Samenanlagen im unteren Drittel finden sollen. Aber das ist, wie gesagt, nicht der Fall. Bis zuletzt sind bei den einzelnen Ka die B · *l* ziemlich gleichmäßig über die Abschnitte verteilt. Nur bei den Ka 9 und 10 ist eine deutliche Abnahme nach oben hin zu erkennen. Demnach könnte man vermuten, daß nicht ungenügende Bestäubung der Grund für den schlechten Samenansatz ist, sondern der Umstand, daß zur Zeit der Bestäubung die B-Samenanlagen die *l*-Schläuche noch nicht gut chemotropisch anziehen können. Wäre mit

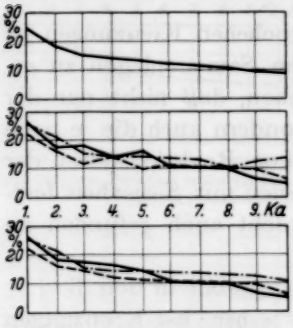


Abb. 14. B · *l* × *l* · II. Obere Kurve: Der Samenansatz der ganzen Kapseln; mittlere Kurven: % große Samen im oberen Drittel ———, mittleren Drittel — — —, unteren Drittel — · — · —; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

einem anderen Pollen bestäubt worden, so hätten wohl ganz andere Werte gefunden werden können, denn es kommt auch auf das Reaktionsvermögen der Pollenschläuche an. Aber bei diesen Untersuchungen konnte ja nur mit *l*-Pollen bestäubt werden. Es ist schade, daß die Kreuzungen B · *l* × *l* · II mit Früh- und Spätbestäubung im Rahmen anderer Untersuchungen so schlecht angesetzt hatten und nicht verwertet werden konnten. Es wäre gut gewesen, wenn man sie zum Vergleich hätte heranziehen können. Sie sollten wiederholt werden.

b) Die Kreuzungen B · l × hsc · hsc

Die obere Kurve der Abb. 15 ist die des Samenansatzes der ganzen Ka 1—10 (40,1 bis 31,6 i. D. 35,4% gr. Sa.). In den Kurven darunter sind die Prozentsätze der gr. Sa. in den zugehörigen Dritteln eingetragen. Es ist offensichtlich, daß die großen Samen von oben nach unten stark abnehmen, wie das besonders die unteren Kurven mit den fallenden Werten zeigen. Folgende Werte wurden gefunden (s. Tabelle 16).

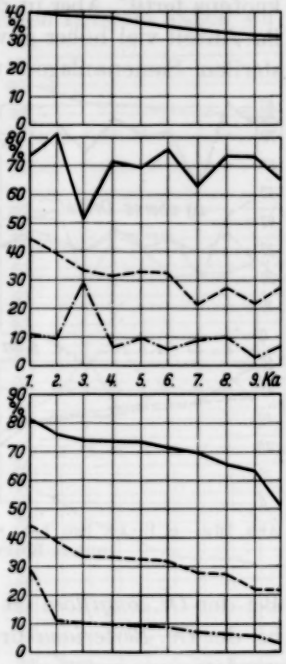


Abb. 15. B · *l* × hsc · hsc. Obere Kurve: Der Samenansatz der ganzen Kapseln; mittlere Kurven: % große Samen im oberen Drittel ———, mittleren Drittel — — —, unteren Drittel — · — · —; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

Das Ergebnis der Auszählungen ist gleich mit angegeben. Als die hsc-Schläuche aus der Bestäubung 48—52 Std nach der Kastration herunterwuchsen, waren die B- und *l*-Samenanlagen unten im Fruchtknoten schon so sehr gealtert, daß sie die hsc-Schläuche nicht mehr gut anziehen konnten. Weniger war das bei denen der mittleren Drittel der Fall, und schon gar nicht bei denen der oberen Drittel, wo überraschend viel große Samen gezählt wurden. Daß deren Anteile schwanken, ist nicht verwunderlich. Besonders die Ka 3 fällt heraus. Hier sind es im unteren Drittel besonders viel, im oberen besonders wenig gr. Sa. Die B- und *l*-Samenanlagen hatten hier noch nicht das Optimum der chemotropischen Anziehung erreicht, die des unteren Drittels noch nicht so stark eingebüßt.

Tabelle 16

	% gr. Sa.	% B · hsc	% *l* · hsc
Oberes Drittel	81,2—51,2 i. D. 69,9	37,0—24,5 i. D. 31,9	48,4—20,0 i. D. 34,1
Mittleres Drittel	44,4—21,9 i. D. 31,3	20,2— 7,4 i. D. 14,2	22,2—11,0 i. D. 16,0
Unteres Drittel	29,1— 3,1 i. D. 10,1	12,6— 2,1 i. D. 4,7	12,6— 1,0 i. D. 4,7

Ganz überraschend ist der hohe Samenansatz bei den oberen Dritteln. In der Ka 2 wurde der extrem hohe Wert von 81,2% gefunden. Nach früheren Untersuchungen bei der B · *l* sind 29,6—50,3% der Samenanlagen steril; der niedere Wert wurde nur einmal gefunden. Im allgemeinen sind bei der B · *l* nur 50—60% aller Samenanlagen des Fruchtknotens fertil. Aber in den oberen Dritteln muß, wie die Abb. 15 zeigt, ihr Anteil viel höher gewesen sein. Demnach wäre es möglich, daß die sterilen Samenanlagen ungleichmäßig im Fruchtknoten verteilt sind.

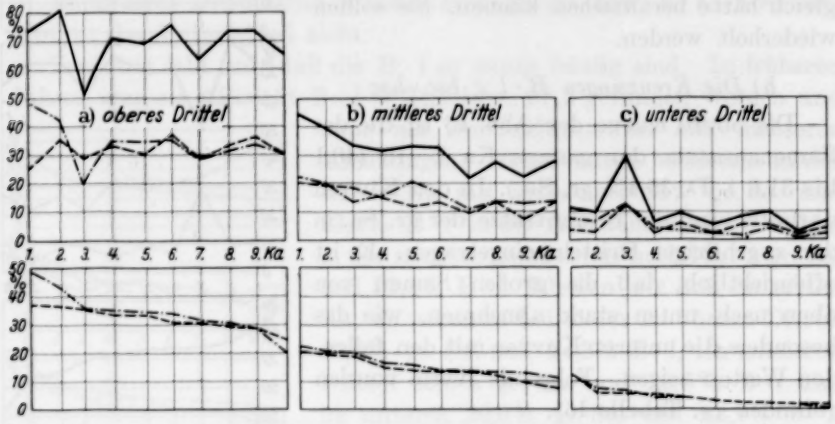


Abb. 16a—c. B · *l* × hsc · hsc. ——— % große Samen; — — — % B · hsc; —·—·— % *l* · hsc; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

Bei der *Oe. longiflora* ist das nach WEIDNER aber nicht der Fall. Aber bei der *Oe. Berteriana* braucht das nicht so zu sein. Das müßte geprüft werden.

Das Ergebnis der Auszählungen jeweils der 3 Aufzuchten aus den Samen der 3 Ka-Abschnitte zeigt Abb. 16. Zum Vergleich sind auch noch die Kurven für die großen Samen gezeichnet. Die Grenz- und Durchschnittswerte der B · hsc und *l* · hsc sind oben schon angegeben. Bei den oberen Dritteln der Ka 1 und 2 wurden 48,4% und 42,5% *l* · hsc gezählt. Sofern die B- und *l*-Samenanlagen gleich häufig waren, mußten 96,8 und 85,0% der Samenanlagen fertil und nur 3,2 bzw. 15% steril gewesen sein. Diese Befunde machen die oben angegebenen Untersuchungen besonders notwendig.

In den oberen und mittleren Dritteln sind durchschnittlich die *l* · hsc um 2,2 bzw. 1,8% häufiger als die B · hsc. Aber der Unterschied ist zu gering, als daß wir daraus auf eine unterschiedliche Häufigkeit der B · hsc und *l* · hsc schließen können. In anderen Versuchen war das der Fall gewesen. So kamen bei den Kreuzungen des Jahres 1949 i. D. 28,9% *l* · hsc auf 21,9% B · hsc. Hier war die Affinität *l*—hsc größer gewesen als B—hsc. Aber die äußeren und inneren Bedingungen sind

von so großem Einfluß, daß nur gleichzeitig hergestellte Kreuzungen verglichen werden können.

c) Die Kreuzungen $B \cdot l \times l \cdot II \times hsc \cdot hsc$

Bei den ganzen Ka wurden 40,7—27,4 i. D. 32,3% gr. Sa. gezählt (s. obere Kurve der Abb. 17). Bei den zugehörigen Dritteln haben wir, wie Abb. 17 zeigt, die üblichen Schwankungen, die z. T. durch den verschiedenen Reifezustand der Samenanlagen bedingt sind. Eine Besprechung erübrigt sich. Die gefundenen Grenz- und Durchschnittswerte sind in der Tabelle angegeben. Der Samenansatz ist im oberen Drittel nicht ganz so hoch wie bei den $B \cdot l \times$ hsc · hsc-Kreuzungen. Aber es müssen doch weniger sterile Samenanlagen gewesen sein als man vermuten konnte.

Tabelle 17

% große Samen in den 3 Kapsel-Abschnitten	
Oberes Drittel	81,2—54,0%, i. D. 63,9%
Mittleres Drittel	36,9—14,0%, i. D. 26,4%
Unteres Drittel	29,3— 9,4%, i. D. 16,1%

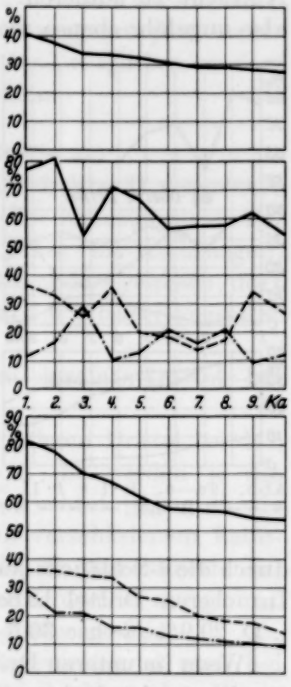


Abb. 17. $B \cdot l \times l \cdot II \times$ hsc · hsc. Obere Kurve: Der Samenansatz der ganzen Kapseln; mittlere Kurven: % große Samen im oberen Drittel ———, mittleren Drittel — — —, unteren Drittel —·—·—; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

In der Abb. 18 sind für die Drittel die Prozentsätze der gr. Sa., die der gefundenen $B \cdot l$ aus der Vorbestäubung, sowie der B · hsc und l · hsc aus der Nachbestäubung eingetragen, in den unteren Kurven nach fallenden Werten angeordnet.

Im oberen Drittel wurden 36,5—21,8 i. D. 30,8% l · hsc, aus der Nachbestäubung stammend, gezählt, also sehr viele, weil die l-Samenanlagen von den l-Schläuchen aus der Vorbestäubung nicht befruchtet wurden. Die Schwankungen sind verhältnismäßig gering, sehr viel größer aber bei den B · hsc mit 37,0—13,1 i. D. 26,0%. Das ist auch durchaus verständlich, denn die Kurve für die $B \cdot l$ mit 10,6—0,0 i. D. 3,9% zeigt, daß bei 3 Dritteln überhaupt keine B-Samenanlagen durch l-Schläuche befruchtet wurden. Sie können bis zu dem durch das chemotropische Anziehungsvermögen begrenzten Höchstbetrag ausschließlich durch hsc-Schläuche befruchtet werden. Bei der Ka 3 beispielsweise müssen die B-Samenanlagen noch nicht das Optimum der Anlockung erreicht haben, sind es doch im unteren Drittel sehr viel

gr. Sa. Sind dagegen, wie bei Ka 7, bereits 10,6% B-Samenanlagen durch *l*-Schläuche befruchtet worden, so müssen es weniger B · hsc sein.

Im 2. und 3. Drittel wurden bei großen Schwankungen die in der Tabelle 18 aufgeführten Anteile ermittelt.

Im mittleren Drittel wurden 16,4—6,2 i. D. 12,1% B-Samenanlagen insgesamt befruchtet. Man braucht ja nur die B · *l* und B · hsc jeder Aufzucht zu addieren. *l* · hsc wurden 19,2—2,6 i. D. 12,6% gezählt, also ungefähr ebenso viele. Damit ist gezeigt, daß die *l*-Samenanlagen

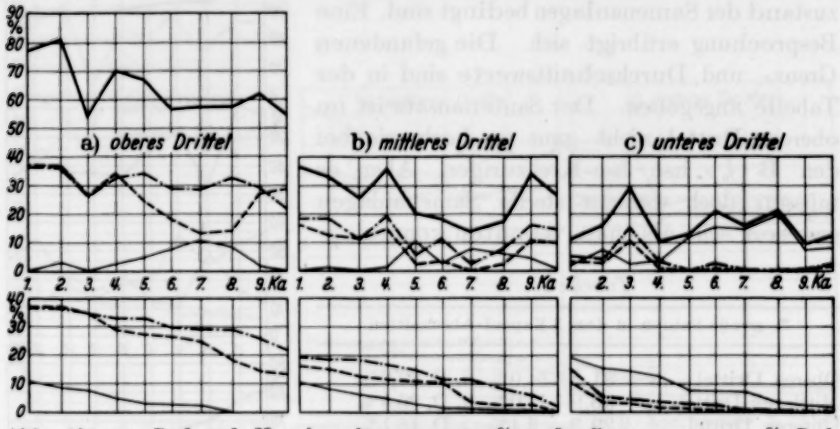


Abb. 18a—c. B · *l* × *l* · II × hsc · hsc. ——— % große Samen; ——— % B · *l*; – – – % B · hsc; —·—·— % *l* · hsc; untere Kurven: nach fallenden Werten angeordnet

durch die *l*-Schläuche aus der Vorbestäubung nicht befruchtet wurden. Im oberen Drittel haben wir das gleiche: B · *l* + B · hsc 39,7—22,9 i. D. 29,9%; *l* · hsc 36,5—21,8 i. D. 30,8%.

Wenn im unteren Drittel die B · hsc zu nur noch 2,2% i. D. gefunden werden, so ist das verständlich, denn es wurden zuvor i. D. 9,3% der B-Samenanlagen durch die *l*-Schläuche bestäubt. Auffallend wenig häufig sind die *l* · hsc.

Wenn wir die B · hsc und *l* · hsc in den Aufzuchten addieren, wissen wir, wieviel Samenanlagen durch die hsc-Schläuche aus der Nachbestäubung befruchtet wurden. Die Durchschnittswerte sind von oben nach unten 56,8%, 21,1% und 5,7%. Wenn es nach unten immer weniger sind, so haben wir das bei den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen auch gefunden. Die überalterten Samenanlagen ziehen die hsc-Schläuche

Tabelle 18

	B · *l*	B · hsc	*l* · hsc
Oberes Drittel	10,6—0,0 i. D. 3,9%	37,0—13,1 i. D. 26,0%	36,5—21,8 i. D. 30,8%
Mittleres Drittel	10,4—0,0 i. D. 3,6%	16,1— 0,0 i. D. 8,5%	19,2— 2,6 i. D. 12,6%
Unteres Drittel	19,2—2,1 i. D. 9,3%	10,3— 0,0 i. D. 2,2%	15,0— 0,0 i. D. 3,5%

nicht mehr gut an. Jedenfalls aber wachsen die hsc-Schläuche durch den ganzen Fruchtknoten hindurch, auch wenn die v-Schläuche zuvor den gleichen Weg genommen haben. Vermutlich fangen sie auch ganz unten wieder an zu befruchten. Aus den vorliegenden Untersuchungen ist das mit Sicherheit nicht zu entnehmen. Versuche mit spärlicher Nachbestäubung und Auszählung der gedrittelten Ka müßten hierfür gemacht werden.

Wie im Abschnitt I sollen nun die 3 Kreuzungsgruppen untereinander und gleichzeitig mit denen des Abschnittes I verglichen werden. Wiederholungen lassen sich dabei nicht vermeiden.

3. Vergleich der Kreuzungen

Wie die Abb. 11 zeigt und zu Anfang des Abschnittes II ausgeführt wurde (s. S. 189), setzen die B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen durchschnittlich um 3,1% schlechter an als die B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen. Bei den Kreuzungen mit Typ A und I · I war das anders gewesen; dort hatten die B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen um 5,9% besser angesetzt als die B · *l* × I · I-Kreuzungen.

Vergleichen wir nun die Samenansätze in den einzelnen Dritteln bei den 3 Kreuzungen (obere Kurven der Abb. 19).

Der geringe Samenansatz im oberen und mittleren Drittel bei den B · *l* × *l* · II-Kreuzungen ist leicht verständlich. Es werden ja die *l*-Samenanlagen nicht durch die *l*-Schläuche befruchtet. Aber da die B-Samenanlagen oben und unten sich sicher in verschiedenem Reifezustand befinden, hätten größere Unterschiede im Samenansatz erwartet werden können. Die Zunahme im unteren Drittel ist nur gering. Bei den B · *l* × Typ A-Kreuzungen war diese größer gewesen.

Gleich wie bei den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen ist auch bei den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen im Vergleich zu den Kreuzungen mit hsc · hsc der Samenansatz des oberen Drittels i. D. etwas geringer. Der Unterschied beträgt hier 6,0%, dort 7,5%. Aber auch im 2. Drittel ist das so. Hier sind es um 4,9% weniger Samen als bei den Vergleichskreuzungen. Im unteren Drittel sind es dagegen um 6,0% mehr gr. Sa. Durch diese geringe Zunahme wird die Abnahme in den anderen Dritteln nicht kompensiert, so daß der Samenansatz insgesamt bei den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen geringer ist als bei den

Tabelle 19

Kreuzung	% große Samen im		
	oberen Drittel	mittleren Drittel	unteren Drittel
B · *l* × *l* · II	26,4— 5,0 i. D. 13,6	22,6— 6,7 i. D. 12,4	26,0—10,8 i. D. 15,5
B · *l* × hsc · hsc	81,2—51,2 i. D. 69,9	44,4—21,9 i. D. 31,3	29,1— 3,1 i. D. 10,1
B · *l* × *l* · II × hsc · hsc	81,2—54,0 i. D. 63,9	36,9—14,0 i. D. 26,4	29,3— 9,4 i. D. 16,1

B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen. Bei den B · *l* × Typ A × I · I-Kreuzungen hatten im Vergleich zu den B · *l* × I · I-Kreuzungen die gr. Sa. im oberen Drittel zwar auch abgenommen, aber in den beiden anderen erheblich zugenommen. Bei den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen ist das im unteren Drittel nur noch angedeutet. Das mag an den hsc-Schläuchen liegen.

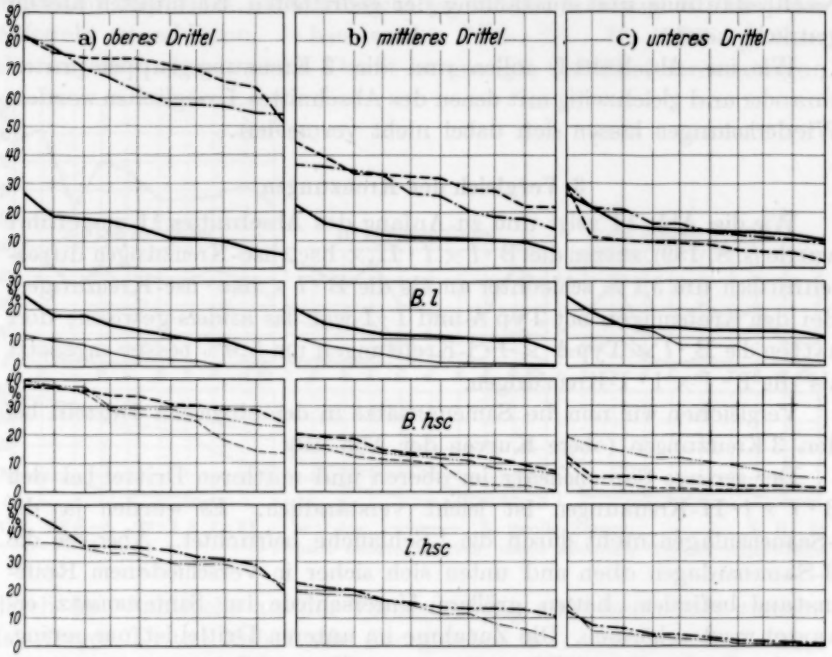


Abb. 19a—c. Obere Kurven: % große Samen bei den Kreuzungen ——— B · *l* × *l* · II; –·–·– B · *l* × *l* · II × hsc · hsc; – – – B · *l* × hsc · hsc. Untere Kurven: ——— % B · *l* aus B · *l* × *l* · II; ——— % B · *l* aus B · *l* × *l* · II × hsc · hsc; – – – % B · hsc aus B · *l* × hsc · hsc; ——— % B · hsc aus B · *l* × *l* · II × hsc · hsc; —··—··— % B · *l* + B · hsc aus B · *l* × *l* · II × hsc · hsc; –·–·– % *l* · hsc aus B · *l* × hsc · hsc; —·—·— % *l* · hsc aus B · *l* × *l* · II × hsc · hsc

Da die *l*-Samenanlagen durch die *l*-Schläuche nicht befruchtet werden, könnte man erwarten, daß die *l* · hsc aus den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen so häufig sind wie in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen, wurde doch beidemal zur gleichen Zeit nach der Kastration bestäubt. Aber wie die Zusammenstellung und die Kurven für die *l* · hsc zeigen, ist das nicht der Fall.

Tabelle 20

Kreuzung	% *l* · hsc im		
	oberen Drittel	mittleren Drittel	unteren Drittel
B · *l* × hsc · hsc	48,4—20,0 i. D. 34,1	22,2—11,0 i. D. 16,0	12,6—1,0 i. D. 4,7
B · *l* × *l* · II × hsc · hsc	36,5—21,8 i. D. 30,8	19,2— 2,6 i. D. 12,6	15,0—0,0 i. D. 3,5

Zwar haben wir, durch das verschiedene Altern der *l*-Samenanlagen im Fruchtknoten bedingt, eine Zunahme des Samenansatzes von unten nach oben, aber in jedem Fall sind es bei den Kreuzungen mit Nachbestäubung weniger $l \cdot$ hsc als in den Vergleichskreuzungen. Der Unterschied ist zwar nicht groß, aber der Kurvenverlauf zeigt doch, daß er nicht zufällig ist. Er mag z. T. dadurch bedingt sein, daß durch die Vorbestäubung einige $l \cdot l$ entstanden sind. Aber so viel konnten es nicht sein. Der Anteil an tauben Samen hätte entsprechend höher sein müssen als er gefunden wurde. Jedenfalls versagen die oben gegebenen Erklärungen (s. S. 184). Immerhin aber sehen wir, daß auch bei den $B \cdot l \times l \cdot II \times$ hsc · hsc-Kreuzungen, fast wie in den $B \cdot l \times$ hsc · hsc-Kreuzungen, die hsc-Schläuche die zuvor ausgesparten *l*-Samenanlagen befruchten. Das möglicherweise zu zeigen, war das Ziel der Untersuchungen gewesen. Ob sie dabei wieder unten im Fruchtknoten anfangen, ist damit nicht gesagt. Kreuzungen mit spärlicher Bestäubung könnten darüber Aufschluß geben.

Vergleichen wir nun die Prozentsätze der $B \cdot l$ bei den verschiedenen Kreuzungen.

Tabelle 21

Kreuzung	% $B \cdot l$ im		
	oberen Drittel	mittleren Drittel	unteren Drittel
$B \cdot l \times l \cdot II$	24,3—5,0 i. D. 12,8	20,6—5,7 i. D. 11,8	24,7—10,1 i. D. 14,6
$B \cdot l \times l \cdot II \times$ hsc · hsc	10,6—0,0 i. D. 3,9	10,4—0,0 i. D. 3,6	19,2— 2,1 i. D. 9,3
Differenz:	8,9	8,2	5,3

In jedem Fall sind die $B \cdot l$ bei den Kreuzungen mit Nachbestäubung weniger häufig. Die hsc-Schläuche kamen im Fruchtknoten trotz der späteren Bestäubung doch noch so rechtzeitig an, daß sie mit den *l*-Schläuchen um die B-Samenanlagen konkurrieren konnten. Wenn der Unterschied im unteren Drittel insgesamt geringer ist, so könnte man daraus vielleicht schließen, daß die hsc-Schläuche aus der Nachbestäubung unten im Fruchtknoten zu befruchten beginnen. Aber es muß doch auch darauf hingewiesen werden, daß bei den $B \cdot l \times l \cdot II$-Kreuzungen die Ka mit den meisten Samen ausgewählt wurden, die

Tabelle 22

Kreuzung	% B · hsc im		
	oberen Drittel	mittleren Drittel	unteren Drittel
$B \cdot l \times$ hsc · hsc	37,0—24,5 i. D. 31,9	20,2—7,4 i. D. 14,2	12,6—2,1 i. D. 4,7
$B \cdot l \times l \cdot II \times$ hsc · hsc	37,0—13,1 i. D. 26,0	16,1—0,0 i. D. 8,5	10,3—0,0 i. D. 2,2
$B \cdot l +$ B · hsc	39,7—22,9 i. D. 29,9	16,4—6,2 i. D. 12,1	19,2—5,5 i. D. 11,4

nur B · *l*-Embryonen enthielten, während bei den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen auch Ka mit nur wenig B · *l* aus der Vorbestäubung darunter sein konnten.

In den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen sind die B · hsc weniger häufig als in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen (s. auch Abb. 19). Das ist verständlich, denn es sind ja durch die *l*-Schläuche zuvor schon B-Samenanlagen befruchtet worden. An sich müßten die B · *l* + B · hsc in den B · *l* × *l* · II × hsc · hsc-Kreuzungen zusammen so häufig sein wie die B · hsc in den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen. Die obige Zusammenstellung und auch die Kurven der Abb. 19 zeigen, daß sie im oberen und mittleren Drittel weniger häufig sind, aber im unteren

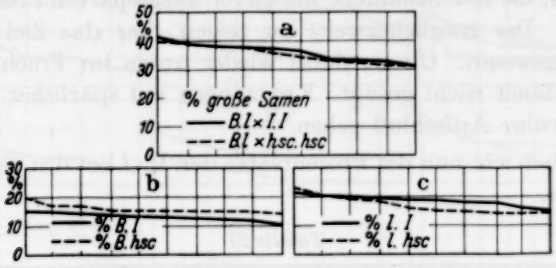


Abb. 20a—c. Vergleich der Kreuzungen B · *l* × I · I und B · *l* × hsc · hsc

Drittel sind es um 6,7% mehr. Vergleicht man damit die Kurven für die *l* · I und die *l* · v + *l* · I aus den entsprechenden Kreuzungen (Abb. 10), so zeigen diese grundsätzlich das gleiche. Dort haben die *l*-Samenanlagen die I-Schläuche aus der Nachbestäubung besser angezogen als bei den B · *l* × I · I-Kreuzungen, hier die B-Samenanlagen die hsc-Schläuche. Man könnte diesen Unterschied wieder so erklären wie für die Kreuzungen des Abschnittes I (s. S. 187). Eine Wiederholung erübrigt sich.

III. Vergleich der Kreuzungen B · *l* × I · I und B · *l* × hsc · hsc

Die Kreuzungen können nur unter gewissen Vorbehalten verglichen werden. Es war zwar zur gleichen Zeit nach der Kastration bestäubt worden, aber die Kreuzungen wurden an verschiedenen Tagen gemacht (s. S. 169 und S. 188). Bei den B · *l* × I · I-Kreuzungen wurden in den Ka 1—10 gezählt: 41,6—31,3 i. D. 36,3%, bei den B · *l* × hsc · hsc-Kreuzungen 40,1—31,6 i. D. 35,4% gr. Sa. Die Kreuzungen hatten gleich gut angesetzt (Abb. 20a). In den Aufzuchten waren es:

Tabelle 23

B·I: 15,9–10,4%, i. D. 13,4%	*l* · I: 21,9–15,2%, i. D. 19,0%	Sa 32,4 (—3,9)%
B·hsc: 20,3–14,2%, i. D. 16,1%	*l* · hsc: 23,7–14,5%, i. D. 17,5%	Sa 33,6 (—1,8)%

Die $l \cdot$ I sind um 5,6% häufiger als die B · I. Zwar ist die Summe B · I + $l \cdot$ I um 3,9% niedriger als der Prozentsatz an großen Samen, weil eben nicht alle Samen gekeimt haben und Keimlinge ausgefallen sind. Aber es ist nicht anzunehmen, daß allein die B · I davon betroffen wurden. Der Unterschied bleibt auf jeden Fall bestehen. Zudem stimmt dieser Befund mit denen in den meisten anderen B · $l \times$ I · I-Kreuzungen überein. Allerdings ist es nicht angängig, Kreuzungen aus anderen Jahren zum Vergleich heranzuziehen.

Auch die $l \cdot$ hsc sind zuweilen häufiger als die B · hsc. Das zeigen auch die Kurven der Abb. 12. Aber der Unterschied ist geringer (Abb. 20b).

Vergleichen wir die B · I und B · hsc, so sind letztere um 2,7% häufiger. Die Affinität B—hsc wäre demnach größer als B—I.

Aber die $l \cdot$ I sind zumeist häufiger als die $l \cdot$ hsc (Abb. 20c). Da sich die Unterschiede gegenseitig aufheben, ist der Samenansatz bei den beiden Kreuzungsgruppen gleich. Aber die Affinitätsunterschiede sind bestimmt nicht groß. Das ist übrigens auch früher so gefunden worden. Daraus müßte man schließen, daß die hsc-Schläuche in etwa gleicher Weise wie die I-Schläuche auf die von den B- und l-Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe reagieren.

Ganz anders sieht es aber aus, wenn wir die Samenansätze der gedrittelten Ka vergleichen (s. auch Abb. 21).

Tabelle 24

Kreuzung	% große Samen im		
	oberen Drittel	mittleren Drittel	unteren Drittel
B · $l \times$ I · I	70,1—52,3 i. D. 62,1	46,3—31,0 i. D. 38,6	25,0—6,4 i. D. 14,8
B · $l \times$ hsc · hsc	81,2—51,2 i. D. 69,9	44,4—21,9 i. D. 31,3	29,1—3,1 i. D. 10,1

In den oberen Dritteln haben die B · $l \times$ hsc · hsc-Kreuzungen besser angesetzt als die B · $l \times$ I · I-Kreuzungen. In den mittleren und unteren Dritteln ist es aber umgekehrt. Demnach ist die Reaktionsweise der I- und hsc-Schläuche offenbar doch verschieden.

Vergleichen wir die Häufigkeit der B · I und B · hsc in den verschiedenen Dritteln (Abb. 22), so sind entsprechend dem höheren Samenansatz der B · $l \times$ hsc · hsc-Kreuzungen die B · hsc in den oberen Dritteln häufiger als die B · I, nicht aber in den beiden anderen.

Auch die $l \cdot$ hsc sind in den oberen Dritteln häufiger als die $l \cdot$ I (Abb. 23) aus den entsprechenden Kreuzungen. Aber in den mittleren und unteren Dritteln ist der Anteil der $l \cdot$ hsc viel geringer als derjenige der $l \cdot$ I.

Wie sind nun diese auffallenden Befunde zu deuten? Zum leichteren Verständnis sind in dem Schema (s. S. 203) 2 Ka der beiden Vergleichskreuzungen je mit dem durchschnittlichen Samenansatz der ganzen Ka

gezeichnet. In den 3 Dritteln ist der jeweilige zugehörige durchschnittliche Prozentsatz der gr. Sa. angegeben, weiterhin noch die prozentualen Anteile der B · I und *l* · I bzw. B · hsc und *l* · hsc.

Aus anderen Untersuchungen müssen wir schließen, daß

1. die B- und *l*-Samenanlagen verschieden chemotropisch wirksame Stoffe ausscheiden;

2. das Anziehungsvermögen der Samenanlagen abhängig ist von ihrem Reife- und Alterszustand;

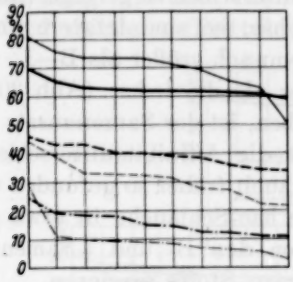


Abb. 21

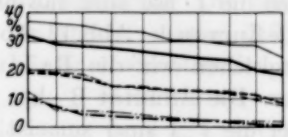


Abb. 22

Abb. 23

Abb. 21. % große Samen im B · *l* × I · I B · *l* × hsc · hsc
oberen Drittel
mittleren Drittel
unteren Drittel

Abb. 22. Die prozentualen Anteile der B · I und B · hsc
im oberen Drittel
mittleren Drittel
unteren Drittel

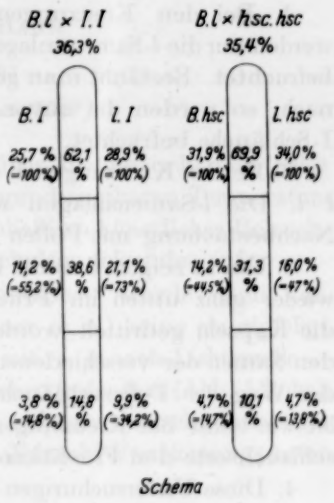
Abb. 23. Die prozentualen Anteile der *l* · I und *l* · hsc
im oberen Drittel
mittleren Drittel
unteren Drittel

3. daß die B- und *l*-Samenanlagen verschieden rasch reifen und altern;

4. die I-Schläuche anders reagieren als die hsc-Schläuche.

Da 47—53 Std nach der Kastration bestäubt wurde, sind die Samenanlagen unten im Fruchtknoten, die sowohl im Reifen wie im Altern vorauseilen, bereits überaltert. Sie vermögen die Pollenschläuche auf jeden Fall nicht mehr gut chemotropisch anzuziehen. Wodurch das bedingt ist, wissen wir nicht, und es braucht auch hier nicht diskutiert zu werden. Dabei können wir annehmen, daß die B- und *l*-Samenanlagen für die Vergleichskreuzungen sich etwa im gleichen Zustand befanden. Tatsächlich sind, wenn wir zunächst nur die B-Samenanlagen betrachten, im unteren Drittel auch nur noch wenige und zwar etwa gleich viel B · I bzw. B · hsc entstanden. Wegen des weniger vorgeschrittenen Alterns im mittleren Drittel ist deren Anteil dort größer.

Im oberen Drittel sind die B · hsc mit 31,9% besonders häufig. So hohe Werte wurden bei den ganzen Ka nie gefunden. Es dürften hier wohl alle B-Samenanlagen befruchtet worden sein. Die B-Samenanlagen haben also die hsc-Schläuche optimal angezogen, nicht aber die I-Schläuche, denn es sind ja viel weniger B · I. Das ist nun nicht dadurch bedingt, daß die I-Schläuche bei optimalen Bedingungen weniger gut angezogen werden wie die hsc-Schläuche, vielmehr dadurch, daß die I-Schläuche gewissermaßen eine andere Lage des Optimums haben. Wenn die hsc-Schläuche optimal angezogen werden, ist das bei den I-Schläuchen keineswegs der Fall. Die Samenanlagen müssen noch älter werden, um die I-Schläuche optimal anziehen zu können; dann ist allerdings für die hsc-Schläuche das Optimum bereits überschritten.



Schema

Aus den gleichen Gründen sind die l · I im oberen Drittel weniger häufig als die l · hsc. Warum ist es dann im mittleren Drittel anders? In jedem Fall nehmen sowohl die l · I wie die l · hsc ab, weil, nach unten zunehmend, die l-Samenanlagen überaltert sind. Infolge der anderen Reaktionsweise der I-Schläuche werden diese von den im gleichen Zustand befindlichen l-Samenanlagen besser angezogen als die hsc-Schläuche. Es fällt nun weiter auf, daß die l · I schneller abnehmen als die B · I. Das ist besonders zu erkennen, wenn wir die Anteile der B · I bzw. l · I auf jeweils den Höchstwert im oberen Drittel = 100% beziehen. Das ist dadurch bedingt, daß, wie immer wieder gefunden wurde, die l-Samenanlagen langsamer altern als die B-Samenanlagen. Bei den B · l × hsc · hsc-Kreuzungen ist aber dieser Unterschied nicht vorhanden. Die prozentuale Abnahme von oben nach unten ist bei den l · hsc so wie bei den B · hsc. Es kommt eben darauf an, welche Pollenschläuche befruchten. Es ist durchaus möglich, daß in den einen Kreuzungen ganz eindeutig erklärbare Befunde erhalten werden, während in Vergleichskreuzungen mit einem anderen ♂ davon nichts festzustellen ist. Deshalb darf man einen Einzelbefund zunächst auch nicht verallgemeinern. Man muß schon ein großes Versuchsmaterial zusammentragen und seine Versuchspflanzen genau kennen, um zuletzt behaupten zu können, daß man einen kleinen Einblick in den äußerst verwickelten Vorgang der Befruchtung, im weiteren Sinne von der Bestäubung an gerechnet, gewonnen hat.

Übersehen wir die Untersuchungen insgesamt, so zeigen sie doch wohl einwandfrei, daß die Pollenschläuche bei den Kreuzungen mit Nachbestäubung tatsächlich wieder durch den ganzen Fruchtknoten wachsen und wahrscheinlich auch die unteren, unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen zuerst aufsuchen. Ohne die Untersuchungen über den Samenansatz nach Früh- und Spätbestäubung hätten allerdings die Befunde nicht erklärt werden können. Darüber hinaus haben sich noch Fragen ergeben, die neue Untersuchungen erforderlich machen.

Zusammenfassung

1. Bei den Kreuzungen *Oenothera berteriana* (B · *l*) × Typ A (v) werden nur die *l*-Samenanlagen durch die allein vorhandenen v-Schläuche befruchtet. Bestäubt man geraume Zeit später mit dem Pollen der I · I nach, so werden die zuvor ausgesparten B-Samenanlagen durch die I-Schläuche befruchtet.

2. Bei den Kreuzungen B · *l* × *l* · II, nur mit *l*-Pollen, entstehen keine *l* · *l*. Die *l*-Samenanlagen werden durch die hsc-Schläuche aus der Nachbestäubung mit Pollen der *Oenothera scabra* (hsc · hsc) befruchtet.

3. Um zu zeigen, daß die Pollenschläuche aus den Nachbestäubungen wieder ganz unten im Fruchtknoten zu befruchten beginnen, waren die Kapseln gedrittelt worden. Die Befunde bei den Aufzuchten aus den Samen der verschiedenen Abschnitte sprechen durchaus dafür, daß der Weg der Pollenschläuche aus den Nachbestäubungen der gleiche ist wie sonst bei Kreuzungen, obwohl doch schon eine andere Pollenschlauchsorte den Fruchtknoten durchwachsen hatte.

4. Diese Untersuchungen haben dann überraschenderweise ergeben, daß die Samenanlagen unten im Fruchtknoten sowohl im Reifen wie im Altern gegenüber denen im mittleren oder gar oberen Drittel voraus sind. Dementsprechend sind die Anteile der in bestimmten Kreuzungen auftretenden Formen in den verschiedenen Abschnitten recht verschieden.

Literatur

Schütz, G.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Selektive Befruchtung bei der Komplexheterozygote Oenothera Berteriana. Z. Bot. **33**, 481—525 (1938). — Schwemmle, J.: Gibt es eine selektive Befruchtung? Biol. Zbl. **68**, 195—231 (1949). — Gibt es eine selektive Befruchtung? II. Biol. Zbl. **70**, 193—252 (1951). — Der Samenansatz bei Kreuzungen mit der Oenothera berteriana nach Früh- und Spätbestäubung. Planta (Berl.) (im Druck). — Weidner-Rauh, E.: Untersuchungen über die partielle Sterilität der Oenotheren (Das Pulver bei Eu-Oenotheren). Z. Abstammgs.lehre **76**, 422—486 (1939).

Prof. Dr. J. Schwemmle, Erlangen, Botanisches Institut der Universität Schloßgarten 4

Planta, Bd. 49, S. 205—209 (1957)

Aus dem Institut für Botanik der Technischen Hochschule Hannover

PAPIERCHROMATOGRAPHISCHE TRENNUNG VERSCHIEDENER AUXINE IN VERDÜNNTEN SALATEXTRAKTEN

Von

U. Ruge und I. M. Hahn

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 19. Februar 1957)

Im Rahmen unserer Untersuchungen über die Anzucht von Salat in einer Klimakammer unter bestimmten reproduzierbaren Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen unter ausschließlich künstlicher Beleuchtung fiel bei der Bestimmung des Auxingehaltes folgendes auf:

Im Kressewurzeltest (KWT) nach Moewus[4, 5] wurde nach Verdünnung des Wuchsstoffextraktes mit Wasser (s. u.) keine *ein*-gipfelige sondern eine *mehr*-gipfelige Wirkungskurve mit — je nach Lichtquelle — 3 bzw. 4 deutlich ausgeprägten Förderbereichen gefunden (Abb. 1 links). Das deutete evtl. auf das Vorhandensein mehrerer verschiedenartiger Auxine hin, die jedoch erst in bestimmten Extrakt-Verdünnungsstufen physiologisch wirksam werden.

Da sich in den letzten Jahren Angaben über das Vorkommen verschiedener indol- und nichtindolartiger Auxine in der höheren Pflanze häufen[2, 7, 8], lag der Gedanke nahe, daß auch die von uns gefundene Mehrgipfeligkeit der Extraktkurven durch mindestens 3 bzw. 4 verschiedene Wuchsstoffe verursacht wird.

Dazu mußte zunächst die Frage geklärt werden, ob eine der wirksamen Komponenten mit der β-Indolylessigsäure (IES) identisch ist und ob die extrahierten Wuchsstoffe sich in ihrer Laugen- bzw. Säurestabilität und Erbsenenzym-Empfindlichkeit voneinander unterscheiden. Mit Hilfe des Säure-Laugen-Trennungsverfahrens nach Feldmeier und v. Guttenberg[1] und der Erbsenenzymmethode nach Tang und Bonner[9] konnten wir jedoch feststellen, daß die für die Extrakte typische Mehrgipfeligkeit stets erhalten blieb. Zwar wies ein schwacher Abbau der im ersten Maximum wirksamen Komponenten auf eine evtl. Beteiligung der IES hin, andererseits aber verstärkten diese Ergebnisse die Vermutung, daß außerdem noch weitere säure- bzw. alkali- und erbsenenzymstabile Wuchsstoffe im Salat vorhanden sind.

In der papierchromatographischen Methode[3] bot sich nun eine weitere Möglichkeit zur Trennung chemisch verschiedener Auxine an. Da das Besprühen der Chromatogrammstreifen (s. u.) mit $FeCl_3$ — $HClO_4$ — dem Reagens für Indolderivate — jedoch keine Farbreaktion ergab, die indolartigen Auxine in unseren Versuchen demnach zumindest unterhalb dieser Nachweisgrenze lagen, wurden die Chromatogrammabschnitte im KWT getestet.

Methode. 40 g fein zerkleinerte, etwa 12 Wochen alte Salatpflanzen wurden 18 Std bei Zimmertemperatur und anschließend 2 Std bei 40—42° C am Rückflußkühler mit Äther (1:10) extrahiert. Nach Abdampfen des Äthers und Dekantieren des im Frischmaterial enthaltenen pflanzeneigenen Wassers gewannen wir den wäßrigen Rohextrakt als Ausgangslösung für die mit Aqua bidest. nachfolgend hergestellten 16 Verdünnungsreihen (1:10). $^1/_3$ jeder Lösung wurde zur Bestimmung des Auxingehaltes im KWT getestet (Abb. 1 links), die restlichen $^2/_3$ mit Äther (1:1) versetzt (p_H 5,8) und weitere 18 Std im Eisschrank (+4° C) aufbewahrt. — Die aus den Verdünnungsstufen der „Förder-" und einiger relativer „Hemmbereiche" ausgeschüttelten Ätherphasen wurden auf je 1 cm³ eingeengt und mit einer Capillarpipette auf einen 3 cm breiten Papierstreifen (Schleicher & Schüll 2043b) punktförmig aufgetragen, dann die Streifen 11 Std bei völliger Dunkelheit und bei 24° C in ein Isopropanol-Ammoniak($d = 0{,}91$)-Wasser-Gemisch eingehängt. Die in aufsteigender Methode erhaltenen Strecken: Startpunkt-Lösungsmittelfront wurden in 10 gleiche Abschnitte zerschnitten, die auf diesen etwa 2 cm breiten Abschnitten angereicherten Wuchsstoffe 12 Std mit je 7 cm³ Aqua bidest. in je einem abgestopften Reagensröhrchen eluiert (Eisschrank + 4° C) und je 6 cm³ dieser Eluate wiederum im KWT getestet. Alle chromatographischen Arbeiten führten wir — wenn möglich — bei völliger Dunkelheit, sonst bei Rotlicht durch.

Die Ergebnisse für die unter HNJ de Luxe-Leuchtstofflampen (Osram) kultivierten Salatpflanzen (83 Tage alt) stellt Abb. 1 rechts dar. Eingezeichnet sind die in den verschiedenen Verdünnungsstufen im KWT erzielten prozentualen Wachstumsförderungen (+) und -hemmungen (—), die durch die auf den einzelnen Chromatogrammabschnitten angereicherten Auxine mit unterschiedlichen R_F-Werten (verschiedene Schraffur der Säulendiagramme) bedingt werden.

Wir erkennen, daß eine Reihe offenbar verschiedenartiger Auxine die Mehrgipfeligkeit der Extraktkurve (Abb. 1 links) verursacht, daß aber nicht für jeden Gipfel der Kurve ein spezielles Auxin allein verantwortlich ist. Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Anzahl dieser in den einzelnen Förderbereichen des Salatextraktes vorhandenen Auxine mit ihren R_F-Werten.

Aus Abb. 1 geht weiter hervor, daß die gleichen Auxine sowohl in den „Förder"- als auch in den relativen „Hemmbereichen" enthalten sein können, daß aber unterschiedliche Auxinmengen und -kombinationen in den einzelnen Verdünnungsstufen vorliegen.

„Hemmzonen" erklären sich entweder aus einer Überdosierung der für den benachbarten Förderbereich verantwortlichen Auxine (dies vor

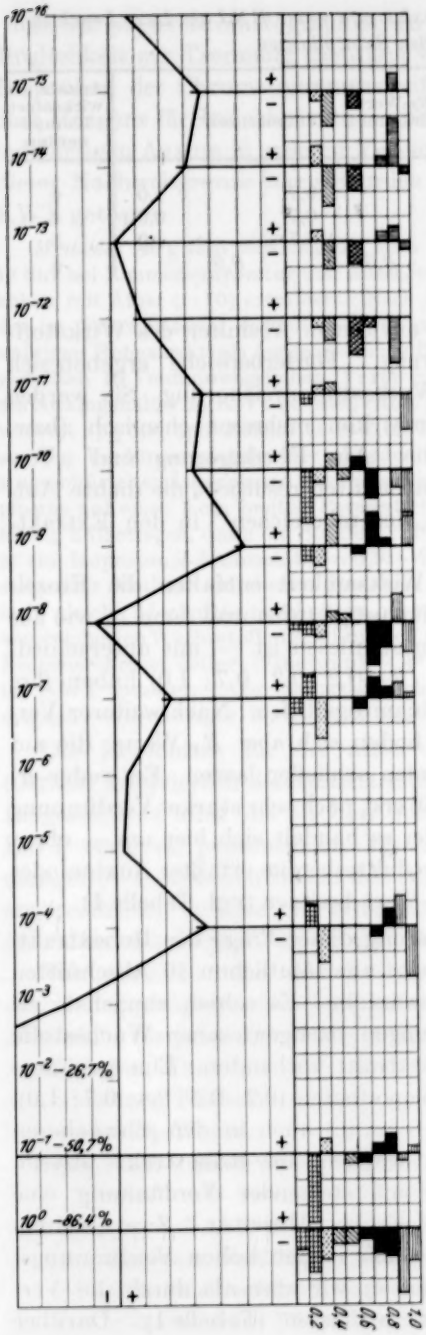
Tabelle 1. *R_F-Werte der extrahierten Auxine von unter HNJ de Luxe-Leuchtstofflampen kultivierten Salatpflanzen*

Förderbereich der Extraktkurve	R_F-Werte der im KWT wirksamen Komponenten							Anzahl der wirksamen Komponenten
10^{-4}	0,2	0,3			0,7		1,0	4
10^{-7}	0,2	0,3			0,7		0,9	4
$10^{-9/-11}$	0,2	0,3	0,4		0,7		1,0	5
$10^{-14/-15}$		0,3	0,4	*0,6*		*0,9*		4

allem *vor* dem Förderbereich) oder aus einem Absinken des Wirkstoffspiegels *nach* vorhergehender Förderung. „Förderbereiche" ergeben sich demnach stets als Orte *optimaler* Wuchsstoffanreicherung. Sie werden bedingt durch additives Zusammenwirken mehrerer chemisch (bzw. physiologisch) verschiedener Auxine. Aus Überlagerung und „Verdrängung" einzelner Wuchsstoffkomponenten resultiert die dichte Aufeinanderfolge von „Förder-" und „Hemmbereichen" in den Extraktkurven.

Ihre maximale physiologische Wirksamkeit entfalten die Einzelkomponenten in verschiedenen Verdünnungsstufen und dann — wie aus der Säulenhöhe im Chromatogramm abzulesen ist — mit unterschiedlicher Aktivität. — Einige Auxine (R_F 0,2; 0,3; 0,7; 1,0) haben ihre maximale Wirkung in *niederen* Verdünnungsstufen. Nach weiterer Verdünnung um 3—6 Zehnerpotenzen finden sich aber R_F-Werte, die auf das Vorhandensein neuer Komponenten schließen lassen. Entweder erreichen diese Auxine (R_F 0,4; 0,6; 0,9) erst nach sehr starker Verdünnung ihre physiologische Wirksamkeit, oder es handelt sich hier um — ebenfalls physiologisch aktive — Spaltprodukte bereits erfaßter Auxine oder anderer Stoffe, die ihren eigenen R_F-Wert besitzen (vgl. Tabelle 1).

Chromatographierte man zur Klärung dieser Frage den Rohextrakt, so förderten bzw. hemmten die Eluate aus sämtlichen 10 Abschnitten (s. o.) ± den Zuwachs der Kressewurzeln. Es schien zunächst, als wären alle in den Extraktverdünnungen nachgewiesenen Wuchsstoffe chemisch unverändert auch im Rohextrakt vorhanden. Eine genauere Analyse ergab jedoch, daß nur 5 Komponenten (0,2; 0,3; 0,4; 0,7; 1,0), deren R_F-Werte (ausgenommen 0,4 — s. u.) auch in den schwächeren Verdünnungsstufen wiedergefunden wurden, im Rohextrakt physiologisch wirksam sind. 0,4 erhielt mit steigender Verdünnung eine kontinuierlich zunehmende physiologische Aktivität. Zwei weitere Auxine (0,6; 0,9), die sich ausschließlich in den hohen Verdünnungsstufen (10^{-12}) nachweisen ließen, müssen wir aber als durch die Verdünnung entstandene Spaltprodukte auffassen (Tabelle 1). Darüber



hinaus werden durch die Extraktverdünnungen offenbar noch weitere (hydrolytische ?) Prozesse eingeleitet: Wir stellten nämlich für die Auxine mit den R_F-Werten: 0,2; 0,7; 1,0 fest, daß hier bei Überschreiten der Verdünnungsstufe 10^{-7} bis 10^{-11} — entgegen allen bisherigen Erfahrungen — aus wachstumsfördernden Stoffen wachstumshemmende entstanden (s. Abb. 1).

Hemmstoffe konnten für den Salat nicht nachgewiesen werden: 1. fehlten für diese die typischen R_F-Werte, 2. hemmte keiner der gefundenen Stoffe das Streckungswachsstum ausschließlich, 3. sind Hemmstoffe schon bei relativ schwacher Verdünnung physiologisch nicht mehr nachzuweisen.

Die hier erörterten Ergebnisse fanden ihre Bestätigung durch gleichartige Versuche mit Salatpflanzen, die unter HNJ- und HNT-Leuchtstofflampen (Osram) herangezogen wurden. Tabelle 2 faßt die R_F-Werte der Förderbereiche von Extrakten dieser Pflanzen zusammen.

Abb. 1. *Links:* Extraktwirkungskurve von Salat (Maikönig Treib) im KWT getestet (Kresse: Hild, Marbach 1955). Abszisse: Prozentuale Förderung (+) bzw. Hemmung (—) der verschiedenen Extraktverdünnungsstufen 10^{0}—10^{-16} (Ordinate) gegenüber der Wasserkontrolle. Ein Teilstrich = 3 % Förderung bzw. Hemmung. *Rechts:* R_F-Werte der chromatographierten Extraktverdünnungen. Abszisse: R_F-Werte; Ordinate: die durch die verschiedenen R_F-Wirkstoffe (dargestellt in verschiedener Schraffur) bedingte prozentuale Förderung (+) bzw. Hemmung (—) im KWT gegenüber der Wasserkontrolle. Ein Teilstrich = 10 % Förderung bzw. Hemmung. Versuchsdatum 6. September 1956

Tabelle 2. *R_F-Werte der extrahierten Auxine von unter HNJ- und HNT-Leuchtstofflampen herangezogenen Pflanzen.* (Wie in Tabelle 1 sind die R_F-Werte der Spaltprodukte kursiv gesetzt)

	Förderbereich der Extraktkurve	R_F-Werte der im KWT wirksamen Komponenten								Anzahl der wirksamen Komponenten
HNJ	$10^{-3/-4}$	0,2	0,3					0,9	1,0	4
	10^{-6}	0,2					0,7	0,9	1,0	4
	10^{-9}						0,7	0,9		2
	10^{-14}			*0,4*		*0,6*		*0,9*		3
HNT	$10^{-3/-4}$		0,3	0,4			0,7		1,0	4
	10^{-7}		0,3	0,4			0,7		1,0	4
	10^{-11}				0,5		0,7			2
	10^{-14}			*0,4*		*0,6*		*0,9*		3

In allen 3 Parzellen fand sich eine weitgehende Übereinstimmung hinsichtlich der physiologisch wirksamen Auxine. Insgesamt erfaßten wir bei unter HNJ de Luxe kultivierten Salatpflanzen 7 (=5+2), bei denen der Parzellen HNJ und HNT je 8 (=5+3) verschiedene Auxine. Jedoch konnte keine der nachgewiesenen Komponenten einwandfrei als IES identifiziert werden.

Eine ausführliche Besprechung der gesamten Resultate erfolgt zu einem späteren Zeitpunkt. Vorläufig sollte nur mitgeteilt werden, daß mit Hilfe der chromatographischen Methode die Trennung von 7—8 verschiedenen, z. T. erst in stufenweise verdünnten Salatextrakten vorkommenden Auxinen möglich ist und somit die schon des öfteren erwähnte Mehrgipfeligkeit[6] von Wirkungskurven erklärt werden kann.

Diese Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

Literatur

[1] Feldmeier, I., u. H. v. Guttenberg: Planta (Berl.) **42**, 1 (1953). — [2] Linser, H., H. Mayr u. F. Machek: Planta (Berl.) **44**, 103 (1954). — [3] Linskens, H. F.: Papierchromatographie in der Botanik. Berlin: Springer 1955. — [4] Moewus, F.: Biol. Zbl. **68**, 58 (1949). — [5] Moewus, F.: Biol. Zbl. **68**, 118 (1949). — [6] Moewus, F., L. Moewus u. H. Skwarra: Planta (Berl.) **40**, 254 (1952). — [7] Söding, H., u. E. Raadts: Ber. dtsch. Bot. Ges. **65**, 127 (1952). — [8] Sen, S. P., u. A. C. Leopold: Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 98 (1954). — [9] Tang, Y. W., and J. Bonner: Arch. of Biochem. **13**, 11 (1947).

Prof. Dr. U. Ruge,
Botan. Inst. d. T. H., Hannover-Herrenhausen, Herrenhäuserstr. 2

Planta, Bd. 49, S. 210–234 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn

ZUR ABGABE VON AMINOSÄUREN UND AMIDEN AN DAS NÄHRMEDIUM DURCH DIE WURZELN VON HELIANTHUS ANNUUS L.

Von

BURKHARD FRENZEL

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 15. März 1957)

A. Einleitung

Abgaben organischer Substanzen aus den Wurzeln höherer Pflanzen wurden in den letzten Jahrzehnten zu einem viel diskutierten Problem (vgl. die zusammenfassenden Arbeiten von MOLISCH 1927; EVENARI 1949; BONNER 1950; NIEMANN 1952; GRÜMMER 1953, 1955; KNAPP 1954; KNAPP und FURTHMANN 1954), denn hierin liegt ja möglicherweise ein Schlüssel zum Verständnis des Vorganges von Assoziationsbildungen der Vegetation. Vielleicht müßten auch die Vorstellungen über die Permeabilität der Plasmagrenzschichten revidiert werden, falls sich eine Abgabe großer organischer Moleküle durch die Membran lebender Zellen nachweisen ließe.

Auffälligerweise wurde das Problem der „Ausscheidung" organischer Substanzen aus den Wurzeln höherer Pflanzen vielfach mit nicht recht beweiskräftigen Methoden bearbeitet: Entweder wurden die Versuchsobjekte unsteril aufgezogen; oder man verglich die Wirkung von Bodenauszügen mit dem Hemm- bzw. Fördereffekt von wäßrigen respektive alkoholischen Wurzelextrakten; oder schließlich wurde zwar mit Sterilkulturen gearbeitet, aber die Pflanzen wuchsen in diesem Falle in Sand: Beim Entfernen der Wurzeln aus dem Sand sind Verletzungen der Wurzeln unvermeidlich, so daß nicht bündig bewiesen werden kann, daß die später im Boden nachweisbare organische Substanz von der unverletzten Wurzel abgegeben wurde; vielmehr muß hierbei der Einwand gemacht werden, daß sie möglicherweise erst aus den Wundstellen austrat.

Die einzige Methode, bei der die erwähnten Fehlerquellen wegfallen, ist die Sterilkultur der Pflanzen in einer wäßrigen Nährlösung, so unnatürlich dieses Verfahren auch für die meisten höheren Pflanzen sein mag. Für dieses Verfahren scheinen Algenkulturen besonders geeignet zu sein, zumal da FUNK (1927) auf Vergesellschaftungen von Meeresalgen hinwies, die vielleicht auf „Ausscheidung" organischer Substanzen zurückzuführen sind.

Tatsächlich wurde in einer Reihe von Arbeiten dem Problem der „Ausscheidung" organischer Substanz durch steril und halbsteril kultivierte Algen besondere Beachtung geschenkt (ROBERG 1930; PRATT 1940, 1942, 1943a, 1943b, 1944; PRATT und FONG 1940; PRATT, ONETO und PRATT 1945; v. DENFFER 1948; FOGG 1952; BÜHNEMANN 1955; ALLEN 1956). Lediglich FOGG (1952) und ALLEN (1956) konnten jedoch die abgegebenen Stoffe identifizieren: Polysaccharide, Glykolsäure und Oxalsäure, wahrscheinlich auch Brenztraubensäure bei *Chlamydomonas* (ALLEN 1956); Pentosen, Polypeptide, Amide, Glutaminsäure, Alanin, Valin, Leucin, Glutamin, Glycin oder Serin bei *Anabaena cylindrica* (FOGG 1952).

Da nicht erwartet werden darf, daß mit Algenkulturen gewonnene Ergebnisse repräsentativ für die Verhältnisse bei höheren Pflanzen sind, ist es zu begrüßen, daß die Methode der Sterilkultur in wäßriger Nährlösung auch bei höheren Pflanzen wiederholt angewandt wurde (CZAPEK 1896; WEST 1939; LUNDEGÅRDH und STENLID 1944; HEVESY 1949; WANNER und SCHMUCKI 1950; KANDLER 1951; FRIES und FORSMAN 1951; FRANK 1954; EBERHARDT 1955; MARTIN 1956). Es gelang diesen Autoren, mehrere organische Substanzen, die bei der Sterilkultur höherer Pflanzen an das Nährmedium abgegeben werden, zu identifizieren: Ameisensäure und Oxalsäure (CZAPEK 1896); Thiamin und Biotin (WEST 1939); Adenosin-Monophosphorsäure und wahrscheinlich 3-4-Dihydroxy-flavanon sowie Zucker (LUNDEGÅRDH und STENLID 1944); Nucleinsäure (HEVESY 1949); „ein Atmung-hemmender Stoff" (WANNER und SCHMUCKI 1950); Asparaginsäure, Glutaminsäure, Alanin, Serin, Valin, Asparagin, Leucin/Isoleucin, Glutamin (KANDLER 1951); Lysin, Arginin, Methionin, Uridin oder Cytidin, Adenin, Guanin oder die entsprechenden Nucleoside (FRIES und FORSMAN 1951); Asparagin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Glykokoll, Serin, Valin, γ-Aminobuttersäure, Prolin, Leucin (FRANK 1954); Scopoletin, β-Glucosid des Scopoletins, ein fluorescierendes „Wurzelspitzenglucosid" (EBERHARDT 1955); außer den bereits erwähnten Aminosäuren noch Tryptophan und Fructose sowie Glucose (MARTIN 1956).

Die dargestellten Ergebnisse lassen es wünschenswert erscheinen, bei zukünftigen Untersuchungen folgenden Problemen besondere Aufmerksamkeit zu schenken. 1. Sind Vertreter der verschiedensten systematischen Sippen gleichermaßen befähigt, organische Stoffe durch ihre Wurzeln abzugeben? 2. Lassen sich Unterschiede in der Stoffabgabe in Abhängigkeit von veränderten Umweltverhältnissen bemerken? 3. Werden diese Stoffe aus lebenden, unverletzten, oder aber aus verletzten, absterbenden bzw. toten Zellen abgegeben? 4. Wie ist der Mechanismus dieser Stoffabgabe beschaffen?

Die vorliegende Untersuchung stellt einen Beitrag zur Kenntnis dieses Problemkreises dar: Es sollte geklärt werden, 1. ob steril kultivierte Sonnenblumenwurzeln infolge variierter Umweltverhältnisse in eine wäßrige Nährlösung stets gleiche oder aber verschiedene Aminosäuren-

und Amidmengen abgeben, und 2. ob die überwiegende Menge dieser Substanzen lebenden, unverletzten bzw. verletzten, absterbenden oder toten Zellen entstammt.

B. Methodik

1. Sterilkultur und Gewinnung der zu analysierenden Substanz

Je 40 Sonnenblumenfrüchte wurden gebeizt (nacheinander 5 min in 96%igem Alkohol, 2 min in 1 : 1000 Sublimat und 30 min in einer wäßrigen 1%igen Bromlösung) und mit sterilem Wasser nach dem Verfahren von WEISSFLOG (1933) gespült. Anschließend wurden die Samen in der Impfkammer aus der Fruchtschale präpariert und erneut für 2 min in 96%igem Alkohol einzeln gebeizt. Hierauf wählte ich die 20 kräftigsten Samen aus, brachte sie einzeln in vorher im Autoklaven sterilisierte Reagensgläser, in denen ein Filtrierpapierstreifen, der in etwa 8 ml Nährlösung[1] tauchte, als Keimbett diente, und verschloß die Reagensgläser mit einem Wattestopfen. Die schräg gelegten Reagensgläser wurden anschließend für 2 Tage bei 28° C in stets demselben Dunkelthermostaten belassen (BORRISS 1940). Die erwähnte Temperatur hatte sich bei Vorversuchen in bezug auf die Keimung als optimal erwiesen. Nach Ablauf der genannten Frist wurden die Keimlinge in der Impfkammer aus den Reagensgläsern genommen, von der jetzt sich leicht ablösenden Samenschale einschließlich des Endosperms befreit und zu je 5 in 3 Kulturgefäße gepflanzt. Die restlichen 5 Keimpflanzen waren meist schlecht oder überhaupt nicht gewachsen.

Die (zweiteiligen) Kulturgefäße (Abb. 1) bestanden im wesentlichen jeweils aus einem „200 cm³" Weithals-Erlenmeyerkolben (*a*) (Schott und Gen.), der mit 270 cm³ Nährlösung gefüllt war[1], und einem über den Erlenmeyerkolben gestülptem, ausgußlosem Becherglas (*b*) (250 cm³, Schott und Gen.). Das Becherglas schloß über dem oberen Rand des Erlenmeyerkolbens einen etwa 8 cm hohen Luftraum ein, in den der Sproß der Keimpflanzen hineinwachsen konnte. Diese zweiteiligen Kulturgefäße waren vor der Aussaat der Pflanzen an zwei aufeinander folgenden Tagen bei 120° C im Autoklaven für jeweils 30 min sterilisiert worden. In der Impfkammer wurde das Becherglas (*b*) abgenommen, die Wurzeln von 5 gesunden Keimlingen durch präformierte Löcher des Verbandmulls (*f*) geschoben, das Becherglas wieder neu aufgesetzt,

[1] Bei den Versuchen kamen folgende Nährlösungen zur Anwendung (SCHROPP 1951): 1. Die volle Nährlösung nach KNOP: $Ca(NO_3)_2 \cdot 4\ H_2O$ (p. a.) 0,527 g; KNO_3 (p. a.) 0,143 g; KH_2PO_4 0,143 g; $MgSO_4 \cdot 7\ H_2O$ 0,143 g; 5% $FeCl_3 \cdot 6\ H_2O$ 1 Tropfen; A-Z-Lösung nach HOAGLAND 1 ml; Aqua destillata 1000 ml. Anfangs p_H-Wert ungefähr 5,4; p_H-Wert nach der zweimaligen Sterilisation 4,41. 2. N-Mangel-Lösung nach v. D. CRONE: KCl (p. a.) 1,00 g; $Ca_3(PO_4)_2$ wasserfrei (p. a.) 0,25 g; $CaSO_4 \cdot 2\ H_2O$ (p. a.) 0,50 g; $MgSO_4 \cdot 7\ H_2O$ (p. a.) 0,50 g; $Fe_3(PO_4)_2 \cdot 8\ H_2O$ 0,25 g; Anfangs-p_H-Wert 6,44; p_H-Wert nach der zweimaligen Sterilisation: 5,51.

wobei ein neuer trocken sterilisierter Zellstoffstreifen (*g*) als Abdichtung verwandt wurde, und schließlich ein ebenfalls trocken sterilisierter Wattepfropf in die Erweiterung (*d*) des Luftleitungsrohres (*c*) gebracht. Hierauf wurden die Kulturgefäße in den Kulturraum gestellt, dessen Lufttemperatur 21° C ± 1° C betrug. Die geringen Temperaturschwankungen traten nie plötzlich ein. Je nach den gewünschten Bedingungen wurden die Pflanzen in diesem Raum belichtet (4 Leuchtstoffröhren, Sylvania Daylight, 3000 Lux im Kulturgefäß) oder im Dunkeln gelassen. Aquarienpumpen, die jeweils 2 Kulturgefäße belüfteten, sorgten für eine ausreichende CO_2- und O_2-Versorgung der Versuchspflanzen (pro Minute mindestens dreimalige Erneuerung der in den Gefäßen eingeschlossenen Luft, maximal sechsmaliger Luftwechsel), indem sie keimfreie Luft [Wattefilter in *d* (Abb. 1)], durch das Luftzuleitungsrohr (*c*) in die Nährlösung preßten. Diese Luft perlte durch die Lösung, strich am Sproß der Versuchspflanzen vorbei und entwich durch den Zellstoffring (*g*).

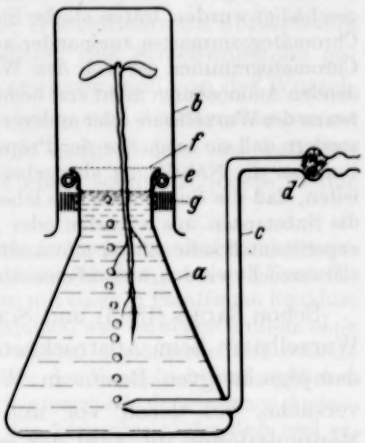


Abb. 1. Schematische Skizze eines Kulturgefäßes. *a* Weithals-Erlenmeyerkolben (Schott und Gen., 200 cm³); *b* ausgußloses Becherglas (Schott und Gen., 250 cm³); *c* Luftzuleitungsrohr; *d* kugelförmige Erweiterung mit Wattefilter; *e* ringförmige Messingdrahtspirale zur Befestigung von *f* Verbandmull; *g* Zellstoffring

Nach Verlauf von 6 Tagen, in denen die Pflanzen das erste, bisweilen auch schon das zweite Folgeblattpaar nach den Kotyledonen entwickelt hatten, wurden die Kulturgefäße in der Impfkammer geöffnet und etwas Nährlösung zur Sterilitätskontrolle auf Standard-Nährböden (Malzagar und Fleisch-Pepton-Gelatine nach Janke 1946) abgeimpft.

Im Mittel aller Versuche waren 19,6% der in die Reagensgläser ausgesäten Samen infolge des Beizens zugrunde gegangen. 39,5% der verwandten Kulturgefäße erwiesen sich als infiziert, so daß sich die im folgenden darzulegenden Ergebnisse der Sterilkulturen auf die 61% sterilen Kulturgefäße beziehen. Der Prozentsatz steriler Gefäße hätte sich noch erheblich vergrößern lassen, wenn weniger als 5 Pflanzen pro Gefäß ausgepflanzt worden wären. Dieses Verfahren konnte aber nicht angewandt werden, da hierbei der Aminosäuren- und Amidnachweis zu unsicher wurde.

Nach dem Abimpfen wurde der Aminosäuren- und Amidgehalt der Nährlösung papierchromatographisch bestimmt (s. unten). Da die Substanzen in der unmittelbaren Nähe der Wurzeln vermutlich am stärksten angereichert sind, wurde ausschließlich die von den Wurzeln abtropfende

Nährlösung chromatographiert, um den Aufbereitungsvorgang so stark wie möglich abzukürzen.

Vorher waren allerdings besondere Versuche angestellt worden, um zu entscheiden, ob die in der von den Wurzeln abtropfenden Lösung nachweisbaren Aminosäuren aus Zellen austreten, die erst bei der Gewinnung der Analysensubstanz verletzt wurden. Hierzu wurden Chromatogramme dieser von den Wurzeln abgetropften Lösung mit Chromatogrammen verglichen, in denen die am Ende des Versuches abgegossene Nährlösung analysiert wurde. Beide Chromatogrammarten waren sich hinsichtlich der relativen Farbintensitäten der einzelnen Flecken völlig gleich. Lediglich dann, wenn während des Abtropfens absichtlich Wurzelhaare geschädigt wurden, traten starke Störungen im Farbverhältnis der Flecken beider Chromatogrammarten zueinander auf. Man muß also annehmen, daß die auf den Chromatogrammen der von den Wurzeln abgetropften Nährlösung sichtbar werdenden Aminosäuren nicht erst beim Gewinnen dieser Analysensubstanz durch Verletzen der Wurzelhaare oder anderer empfindlicher Zellen aus der Wurzel austraten, sondern daß sie schon vor der Präparation während des ungestörten Wurzelwachstums an die Nährlösung abgegeben wurden. Es läßt sich hieraus aber nicht ableiten, daß die Substanzen aus lebenden Zellen abgegeben wurden. Die Frage, ob die Substanzen aus lebenden oder absterbenden bzw. toten Zellen stammen, ist experimentell sehr schwer einwandfrei zu lösen. In der Diskussion der Ergebnisse soll versucht werden, hierauf eine Antwort zu finden.

Schon SACHS (1865) und SCHWARZ (1883) wiesen darauf hin, daß die Wurzelhaare beim Austrocknen oder beim Übertragen aus dem wasserdampfgesättigten Raum in Wasser leicht platzen. Eigene Kontrollversuche, bei denen vor und nach Durchführung der notwendigen Manipulationen die Zahl der geplatzten Wurzelhaare bestimmt wurde, zeigten, daß mit maximal 10—15% verletzter Haare gerechnet werden muß, falls sorgfältig gearbeitet wurde. Ein großer Teil der als tot oder beschädigt festgestellten Zellen war schon vor Beginn des Abtropfens der Nährlösung abgestorben. Im folgenden wird deutlich werden, welch geringe Bedeutung den abgestorbenen Haaren in bezug auf die Ausscheidung von Aminosäuren und Amiden bei meinen Versuchen zukommt.

Außer der abgetropften oder abgegossenen Nährlösung wurden der wäßrige und alkoholische Wurzelextrakt (ohne vorher vorgenommene Hydrolyse) chromatographiert, um den Gehalt der Wurzeln an freien Aminosäuren zu ermitteln. Hierbei wurden die ganzen Wurzeln (Frisch- und Trockengewicht dieser Organe vgl. Tabelle 5 in Kapitel D), von denen die Nährlösung abgetropft war, im Achatmörser nach Zusatz von 1 ml Aqua dest. oder von 2 ml 90%igem Alkohol zerrieben, das so gewonnene Material filtriert und des Filtrat chromatographiert. Die Kontrollversuche mit wäßrigen und alkoholischen Extrakten bezweckten, eventuelle enzymatische Umwandlungen der Substanzen im wäßrigen Gewebebrei beim Zerreiben der Zellen im Mörser erkennen zu können.

Stets wurden 0,5 ml der von intakten Wurzeln oder der von der Wurzelhaarzone (s. unten) abtropfenden Lösung auf die Streifen aufgetragen. Tropfte von den Wurzeln zu wenig Lösung ab, dann wurde mit gebrauchter Nährlösung auf 0,5 ml

aufgefüllt. Lieferten die Wurzeln mehr als 0,5 ml Analysenlösung, dann bestimmte ich ebenfalls die Gesamtmenge der abgetropften Lösung, jedoch nur 0,5 ml kamen zur Analyse. Aus der Färbungsintensität der Flecken und der Menge abgetropfter Substanz ließen sich leicht Rückschlüsse auf die Menge der abgegebenen Aminosäuren und Amide ziehen. Die von den Wurzelspitzen (s. unten) abgesaugte Substanz kam quantitativ zur Analyse. Von den Wurzelextrakten wurden 0,1 ml chromatographiert, da bei Verwendung größerer Mengen die Trennung der Flecken zu unsauber gewesen wäre.

In der Mehrzahl der Fälle kam die von intakten Wurzeln abgetropfte Nährlösung zur papierchromatographischen Analyse. In der letzten Versuchsgruppe jedoch wurden die von der Wurzelhaarzone abtropfende Lösung und die des Meristems einschließlich der Streckungszone gesondert chromatographiert. Vorversuche erwiesen, daß von der Wurzelspitze aus eine 15 mm lange Zone das Meristem und die Streckungszone umfaßt. Demgemäß wurden jeweils 15 mm lange Stücke am apikalen Ende der Haupt- und Seitenwurzeln mit einer scharfen Schere in der alten Nährlösung abgeschnitten.

Um zu entscheiden, ob aus der Schnittwunde tretende organische Substanzen die papierchromatographisch gewonnenen Ergebnisse fälschen, wurden 3 Kontrollversuche angesetzt: a) Die Wurzelspitzen wurden mit einer in Paraffinum liquidum getauchten Schere abgeschnitten; b) die Wurzelspitzen wurden abgeschnitten, ohne die Schere mit Paraffinöl zu benetzen; c) es wurden alkoholische und wäßrige Wurzelextrakte hergestellt. Die Chromatogramme der Versuche b) und c) glichen sich hinsichtlich der Zahl und der relativen Farbunterschiede der einzelnen Aminosäuren völlig, während die Chromatogramme des Versuches a) deutlich und erheblich von denen der ersterwähnten Versuche abwichen (vgl. Tabelle 4). Man wird hierin einen Hinweis darauf erblicken dürfen, daß die Chromatogramme der von Wurzelspitzen gewonnenen Nährlösung bei Abschneiden dieser Organteile mit einer in Paraffinöl getauchten Schere nicht durch organische Substanzen gefälscht wurden, die aus der Schnittwunde hinaustraten.

Die auf diese Weise abgeschnittenen Wurzelspitzen wurden vorsichtig auf einem schmalen Filtrierpapierstreifen (Schleicher und Schüll 2043 b) oberflächlich abgetrocknet. Die Nährlösung der Wurzelhaarzone tropfte hingegen wie gewohnt ab.

Das Absaugen eines Teiles der der Wurzelspitze anhaftenden Nährlösung erwies sich als notwendig, da die Oberfläche dieser Organteile von zu wenig Flüssigkeit benetzt war, als daß Nährlösung hätte abtropfen können. Niemals wurde bei dieser Manipulation den Wurzelspitzen zuviel Wasser entzogen; vielmehr glänzte die Oberfläche dieser Organteile stets noch feucht, wenn die Wurzelspitzen anschließend in Alkohol gebracht wurden, um Wurzelspitzenextrakte herzustellen.

Die in der vom Filtrierpapier aufgesogenen Nährlösung enthaltenen organischen Substanzen wurden während 24 Std quantitativ mit 96%-igem Alkohol extrahiert. Anschließend wurde der Extrakt im Warmluftstrom eines Föhns eingeengt, quantitativ auf einen im folgenden Abschnitt zu beschreibenden Filtrierpapierstreifen aufgetragen, und chromatographiert. Die von der Wurzelhaarzone abgetropfte Nährlösung wurde ebenfalls chromatographiert (verwandte Mengen s. oben).

2. Papierchromatographie

Salzbeimengungen in den zu chromatographierenden Lösungen sind oft recht störend (CRAMER 1954; HELLMANN 1956). Vorversuche mit Ionenaustauschern, bei denen die Entfernung dieser Salze aus der Lösung angestrebt wurde, zeigten jedoch, daß in bezug auf die oft sehr kleinen Flüssigkeitsmengen, die von den Wurzeln abtropften (pro Gefäß maximal 1,25 ml, minimal 0,1 ml), zu viel Flüssigkeit hierbei verloren ging. Die in der anorganischen Nährlösung enthaltenen Aminosäuren und Amide mußten also ohne Entfernen der Salze chromatographiert werden.

Ausgedehnte Vorversuche, bei denen Kontrollsubstanzen in Nährlösungen verschiedener Vorbehandlung chromatographiert wurden, dienten zur Ermittlung der jeweils anwendbaren R_f-Werte. Bei den Kontrollsubstanzen handelte es sich um folgende Aminosäuren und Amide (Merck, Schuchardt und Fluka): d,l-Asparaginsäure, l(+)-Glutaminsäure, γ-Aminobuttersäure, l(+)-Glutamin, l(+)-Asparagin, β-Alanin, d,l-Tryptophan, l(—)-Cystin, l(—)-Tyrosin, l(—)-Leucin, d,l-Isoleucin, d,l-Phenylalanin, d,l-Lysinmonohydrochlorid, d,l-Threonin, d,l-Valin, d,l-Serin, Glycin. Zur Bestimmung der jeweils gültigen R_f-Werte wurden diese Substanzen in verschiedenen Lösungsmitteln gelöst: Aqua destillata; ungekochte Knopsche Nährlösung; im Autoklaven sterilisierte Knopsche Nährlösung; 1:500 Sublimat (als Lösungsmittel diente im Autoklaven sterilisierte Knopsche Nährlösung); Knopsche Nährlösung in der bereits Versuchspflanzen 6 Tage lang gewachsen waren, und zwar nach folgenden Versuchsgruppen: Pflanzen belichtet und belüftet; Pflanzen belichtet, aber unbelüftet; Pflanzen unbelichtet, aber belüftet. Schließlich noch in N-freier Nährlösung nach V. D. CRONE, in der ebenfalls Pflanzen belichtet und belüftet kultiviert worden waren.

Die R_f-Werte wichen in diesen Gruppen voneinander z. T. erheblich ab.

Die so gewonnenen R_f-Werte waren für die Identifizierung der Substanzen zwar sehr wertvolle Hilfsmittel, doch kann man oft auf Grund der R_f-Werte allein nicht entscheiden, welche Substanz vorliegt (STEWARD und THOMPSON 1950). Daher wurde der Farbe der Flecken besondere Aufmerksamkeit geschenkt. In Anbetracht der geringen Substanzmengen war es unmöglich, kristallographische Bestimmungen der gefundenen Stoffe durchzuführen.

Diese kleinen Mengen verhinderten auch eine zweidimensionale papierchromatographische Analyse. In Vorversuchen wurde ein Verfahren entwickelt, das befriedigende Ergebnisse zeitigte: Zwar gelangen bessere Nachweise auf Streifen, die nach dem Verfahren von MATTHIAS (1955) zugeschnitten waren, als auf nicht besonders zugeschnittenen Streifen. Hinderlich wirkte aber auch hier das Auseinanderfließen und damit die Abnahme der Farbintensität der Flecken. Daher wurden weiterhin ausschließlich 2 bzw. 5 mm breite und 500 mm lange Streifen (Schleicher und Schüll 2043b und 2045a) in absteigender Richtung verwandt. Das Papier SS 2045a erwies sich infolge seines scharfen Trenneffektes als besonders günstig. Mit einer für diese schmalen Streifen konstruierten Einrichtung wurde aus einer Mikropipette langsam

Nährlösung in jeweils sehr kleinen Mengen aufgetragen (0,5 bis maximal 1,0 mm³) und mit einem Föhn bei etwa 70° C sofort eingetrocknet. Die Flecken hatten dadurch einen Durchmesser von höchstens 5 mm. Die Präparation eines Streifens erforderte bei alkoholischen und wäßrigen Wurzelextrakten etwa 10 min, im Falle der von den Wurzeln abgetropften Substanz aber 40 min. Die von den Wurzeln der Pflanzen eines Kulturgefäßes gewonnene Substanz ergab die Analysenlösung für ein Chromatogramm.

Die Chromatogramme liefen 12 bzw. 24 Std. Als Lösungsmittel diente wassergesättigtes Phenol mit Leuchtgas in der Gasphase. Die Streifen wurden bei 60—70° C im Trockenschrank getrocknet, mit 0,2%iger alkoholischer Ninhydrinlösung (Cramer 1954) besprüht und bei 105° C im Trockenschrank während 4—5 min entwickelt.

Die Farbintensität der Flecken fertiger Chromatogramme schätzte ich nach einer 7stufigen Skala, und zwar erhielt der jeweils deutlichste Fleck 7 Punkte. Es war das Ziel dieses Verfahrens, die relativen Veränderungen in der Menge der einzelnen abgegebenen Substanzen infolge veränderter Umweltverhältnisse zu erfassen. Eine genaue Bestimmung der absoluten Mengenverhältnisse war noch nicht durchführbar, da die geschilderten Versuche sehr zeitraubend waren.

Es ist selbstverständlich, daß sowohl die Bestimmung der R_f-Werte der Kontrollsubstanzen wie auch die papierchromatographische Analyse des von den Wurzeln abgetropften Wassers sowie die der wäßrigen und alkoholischen Wurzelextrakte auf Streifen gleichen Typs und unter möglichst konstanten Außenfaktoren durchgeführt wurden.

C. Versuchsergebnisse

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ließen sich sowohl in der abgegossenen Nährlösung nach dem Versuch, als auch in der von den Wurzeln abgetropften Lösung (vgl. oben, S. 214) folgende Aminosäuren und Amide feststellen: Asparaginsäure, Glutaminsäure, Asparagin, Threonin, Tyrosin oder Glycin, Glutamin, Alanin, Valin, Leucin oder Isoleucin, Phenylalanin; außerdem wahrscheinlich noch Serin und γ-Aminobuttersäure. Beide Substanzen hatten R_f-Werte, die sich nicht wesentlich von anderen unterschieden, so daß sie nicht immer gleichmäßig gut in Form distinkter Flecken nachgewiesen werden konnten. Schließlich lieferten fünf weitere Substanzen (a, b, c, d, e) Ninhydrin-positive Reaktionen. Es gelang bisher nicht, sie zu identifizieren.

Meist wurden alle erwähnten Substanzen auch in den wäßrigen und alkoholischen Wurzelextrakten festgestellt. Es ist wahrscheinlich, daß in den Wurzeln noch weit mehr freie Aminosäuren und Amide vorhanden sind (Dent, Stepka und Steward 1947; Allsopp 1948; Hunt 1949, 1951; Virtanen und Miettinen 1953; Steward, Wetmore, Thompson

und NITSCH 1954; VIRTANEN 1955; KESER 1955; MADAN 1956; PFENNIG 1956). Sie ließen sich aber bei der angewandten Methodik nicht (sicher) nachweisen.

Im relativen Verhältnis der Substanzmengen zueinander traten recht auffallende Unterschiede in Abhängigkeit von den Kulturbedingungen in Erscheinung, und zwar sowohl bei den Substanzen der Wurzelextrakte wie auch bei denen, die in der Nährlösung nachweisbar waren.

In der Literatur finden sich widerspruchsvolle Angaben über die ‚Ausscheidungsintensität" der Wurzeln bei Stickstoff- oder Sauerstoffmangel. So zeigten VIRTANEN und HAUSEN (1935), KANDLER (1951) und SCHMIDT (1953), daß die Abgabe von Aminosäuren und fluorescierenden Substanzen durch Sauerstoff- bzw. Stickstoffmangel eingeschränkt werde. Demgegenüber vertraten STOKLASA und ERNEST (1909), KOSTYTSCHEW (1926) sowie MARTIN (1956) in bezug auf organische Säuren und das fluorescierende Scopoletin eine entgegengesetzte Ansicht.

Aus diesem Grunde wurden 4 Versuchsgruppen angesetzt: 1. Die Pflanzen wurzelten in belichteter und belüfteter Normallösung nach KNOP; 2. die Pflanzen wurden zwar belichtet, aber nicht belüftet, so daß die wäßrige Nährlösung (KNOP) und der den Pflanzen zur Verfügung stehende Gasraum akuten O_2- bzw. CO_2-Mangel aufwiesen. Zwar konnten beide Gase durch die Zellstoff- und Wattefilter der Kulturgefäße eindringen, doch dürfte dieser Austausch minimal gewesen sein. 3. Pflanzen, die in Knopscher Nährlösung wurzelten, wurden verdunkelt, die Lösung wurde jedoch wie gewohnt belüftet. 4. Die Versuchsobjekte wuchsen von der Aussaat an auf N-freier Nährlösung nach v. D. CRONE, so daß sie ihren N-Stoffwechsel lediglich aus eigenen Vorräten bestreiten mußten. Die Kulturgefäße wurden in diesem Falle belichtet und belüftet. In allen Versuchen mit belichteten Pflanzen kamen die Objekte in den Genuß eines 16 Std-Langtages.

Neben diesen Studien über die Aminosäure- und Amidabgabe der gesamten intakten Wurzeln bei unterschiedlichen Umweltverhältnissen wurden Untersuchungen über die Aminosäure-Abgabe verschiedener Wurzelzonen angestellt, nämlich einerseits über die Abgabe aus der Wurzelhaarzone und andererseits über die der Streckungszone einschließlich des Meristems. Die genannten Versuche waren wünschenswert, da in der Literatur auch zu diesem Problem unterschiedliche Angaben enthalten sind: Einerseits wird die Wurzelhaarzone als Bereich stärkster Abscheidung organischer Substanzen angesehen (GOEBEL 1891, S. 211; KUNZE 1906; FREY-WYSSLING 1935; CHABROLIN 1938; STOLP 1952; EBERHARDT 1955; GRÜMMER 1955); andererseits deuten manche Befunde darauf hin, daß organische Substanzen besonders von der Streckungszone einschließlich des Meristems abgegeben werden (CZAPEK 1896; BROWN und EDWARDS 1944; LUNDEGÅRDH und STENLID 1944; FRIES und FORSMAN 1951; SCHMIDT 1953; EBERHARDT 1955).

Wenn auch nicht einwandfrei erwartet werden kann, daß die zu den verschiedensten Stoffgruppen gehörenden organischen Substanzen, von denen man weiß oder vermutet, daß sie von den Wurzeln höherer Pflanzen abgegeben werden, an den gleichen Orten aus der Wurzel in die Nährlösung übertreten, schien es doch angebracht, die Abgabe einer Stoffgruppe in den verschiedenen Zonen genauer zu untersuchen.

1. Pflanzen belichtet und belüftet (volle Nährlösung nach KNOP*)*

In dieser Versuchsgruppe sind 57 Einzelversuche zu je 4—5 Pflanzen zusammengefaßt. Der p_H-Wert der Nährlösung am Ende eines jeden Versuches lag im Mittel von 23 Analysen (Ionometer von F. und M. Lautenschläger, Chinhydronelektrode) bei p_H 4,62, mit einer Schwankungsbreite von p_H 4,44 bis p_H 5,12. Der p_H-Wert der Lösung war also ± konstant geblieben. (p_H-Wert der zweimal sterilisierten Nährlösung nach KNOP: 4,41, s. oben, S. 212).

Pflanzen dieser Kulturen (mittleres Frisch- und Trockengewicht der Wurzeln in Abhängigkeit von den variierten Versuchsbedingungen s. Tabelle 5, S. 227) lieferten sowohl in den Wurzelextrakten als auch in der von den Wurzeln abgetropften Lösung die größte Menge an Amino-N: Die Fleckenfarbe der einzelnen Substanzen war auf den Chromatogrammen dieser Versuchsgruppe stets intensiver als die Fleckenfarbe der gleichen Substanzen auf den Chromatogrammen der anderen Versuchsgruppen. Diese Sachlage ermöglichte die Zusammenstellung der Tabelle 1, in der die Intensität der Fleckenfärbung auf den

Tabelle 1. *Farbintensität der Chromatogramme von Nährlösungen und Wurzelextrakten verschiedenen Umweltverhältnissen unterworfener Pflanzen, dargestellt nach visuell geschätzten Farbskalawerten* (3 = am deutlichsten; 0 = nichts zu erkennen)

Analysierte Substanzgruppe	Versuchsgruppe			
	1	2	3	4
	Knopsche Normallösung			N-freie Lösung (v. D. CRONE)
	belichtet belüftet	belichtet unbelüftet	unbelichtet belüftet	belichtet belüftet
Alkoholextrakt	3	2	2	1
Wasserextrakt	3	2	2	1
Von Wurzeln abgetropfte Nährlösung[1]	3	2	1	0

[1] Die Chromatogramme dieser Substanzgruppe sind bedeutend weniger intensiv in der Fleckenfärbung als die Chromatogramme der Wurzelextrakte. Der Unterschied ist jedoch auf Grund der visuellen Schätzungen kaum anzugeben, da die Differenz der Farbintensitäten gegenüber den Chromatogrammen der Wurzelextrakte viel zu groß ist. Außerdem kommt es bei dieser Zusammenstellung lediglich auf die durch die Kultur bedingten Farbunterschiede der Chromatogramme der einzelnen Versuchsgruppen an. Daher wurden hier die jeweils farbstärksten Chromatogramme mit 3 Punkten bewertet.

Chromatogrammen der einzelnen Versuchsgruppen als Maß für die Menge freier Aminosäuren und der Amide diente (Tabelle 1).

Aus dieser Zusammenstellung geht ferner hervor, daß sich die Chromatogramme der Wasser- und Alkoholextrakte glichen. Es waren also offenbar mindestens keine sehr starken enzymatischen Umwandlungen im wäßrigen Gewebebrei während der Verarbeitung erfolgt. Dies erwies auch der Vergleich der relativen Farbintensitäten der Flecken aller nachgewiesenen Substanzen bei unterschiedlichen Kulturbedingungen. Absolut waren die Flecke der Alkoholextrakte am deutlichsten gefärbt. Die relativen Farbunterschiede der Flecken auf den Chromatogrammen beider Extraktionsverfahren waren jedoch gleich. Daher liegen den folgenden Tabellen (Tabellen 2 und 4) die Farbintensitäten der Alkoholextrakte zugrunde. Lediglich dann, wenn auffällige Besonderheiten auf den Chromatogrammen eines der beiden Extraktionsverfahren auftraten, wird dieses erwähnt werden.

In den folgenden Tabellen 2 und 3 sind die relativen Farbunterschiede zwischen den Flecken der verschiedenen Substanzen in den Chromatogrammen verschiedener Versuchsgruppen nach der erwähnten 7stufigen Skala dargestellt. Es sei auch hier noch einmal betont, daß gleiche Punktwerte der Chromatogramme verschiedener Versuchsgruppen nicht bedeuten, daß die Flecken dieser Chromatogramme gleich stark waren. Die Punktwerte geben lediglich das relative Farbintensitätsverhältnis der Flecken innerhalb jeweils einer Versuchsgruppe an. Diese Werte sagen auch nichts über die absolute Konzentration der einzelnen Substanzen aus, da gleiche Mengen verschiedener Aminosäuren und Amide sehr unterschiedlich starke Farbflecken auf den Chromatogrammen ergeben. Die Zahlen in den Tabellen 2, 3 und 4 vermögen lediglich beim Vergleich verschiedener Chromatogrammarten gleicher Versuchsgruppen (gleiche Spalten in den Tabellen 2 und 3) bzw. beim Vergleich gleicher Chromatogrammarten verschiedener Versuchsgruppen (alle 4 Spalten der Tabelle 2 bzw. der Tabelle 3) Hinweise auf die relative Zu- oder Abnahme der Substanzen zu geben.

Bei Berechnung der Tabellen wurde die Summe der Punktwerte einer Substanz durch die Zahl der Chromatogramme dividiert. Da unter den Chromatogrammen der abgetropften Nährlösung immer einige vorhanden sind, die keine Aminosäureflecken aufweisen (infolge zu geringen Wachstums der Wurzeln), müssen die Höchstwerte der Farbintensität von Flecken dieser Chromatogramme auf der Tabelle 3 stets kleiner als 7 sein.

Aus den Tabellen 2 und 3 wird deutlich, daß sich die Chromatogramme der alkoholischen Wurzelextrakte und die der abgetropften Nährlösung dieser ersten Versuchsgruppe (jeweils Spalte 1 der erwähnten Tabellen) in wesentlichen Zügen glichen: Starken Flecken auf den Extraktchromatogrammen entsprechen deutlichere Flecken auf den Chromatogrammen der Nährlösung. Für die schwächeren Flecken galt das gleiche.

In der Nährlösung fehlte das Phenylalanin, und umgekehrt ließ sich kein Alanin im Alkoholextrakt nachweisen. Es war aber im Wasserextrakt verschiedentlich vorhanden. Die Farbintensitäten der Flecken von γ-Aminobuttersäure (?), Serin (?) und Tyrosin/Glycin ließen sich

Tabelle 2. *Mittlere Farbintensität der Flecken auf Papierchromatogrammen von alkoholischen Wurzelextrakten in Abhängigkeit von den Kulturbedingungen* (7,0 = stärkste Färbung; — = nicht nachweisbar)

Substanz	Versuchsgruppe 1	2	3	4
	Knopsche Normallösung			N-freie Lösung (v. d. Crone)
	belichtet belüftet	belichtet unbelüftet	dunkel belüftet	belichtet belüftet
Nicht identifiziert e	—	—	—	—
Nicht identifiziert d	—	—	—	—
Nicht identifiziert c	—	—	3,0	2,0
Nicht identifiziert b	2,6	3,2	3,0	0,5
Nicht identifiziert a	7,0	7,0	7,0	7,0
Phenylalanin	2,0	2,8	3,0	2,7
Leucin/Isoleucin	5,2	5,2	5,7	6,0
γ-Aminobuttersäure ?				
Valin	5,9	4,7	5,7	6,0
Alanin	—	0,7	—	—
Glutamin	7,0	7,0	7,0	7,0
Tyrosin/Glycin				
Threonin	3,4	3,0	4,0	3,0
Asparagin	5,3	5,0	6,3	4,0
Serin ?				
Glutaminsäure	6,0	6,0	5,7	6,7
Asparaginsäure	5,3	4,3	5,5	5,1

Tabelle 3. *Mittlere Farbintensität der Flecken auf Papierchromatogrammen der von den Wurzeln abgetropften Nährlösung in Abhängigkeit von den Kulturbedingungen* (7,0 = stärkste Färbung; — = nicht nachweisbar)

Substanz	Versuchsgruppe 1	2	3	4
	Knopsche Normallösung			N-freie Lösung (v. d. Crone)
	belichtet belüftet	belichtet unbelüftet	dunkel belüftet	belichtet belüftet
Nicht identifiziert e	—	2,0	—	—
Nicht identifiziert d	—	2,0	—	—
Nicht identifiziert c	—	—	—	—
Nicht identifiziert b	0,4	—	1,7	—
Nicht identifiziert a	4,1	5,3	2,8	—
Phenylalanin	—	0,5	1,0	—
Leucin/Isoleucin	3,1	4,6	2,2	—
γ-Aminobuttersäure				—
Valin	3,3	4,7	2,2	—
Alanin	1,0	0,4	0,7	—
Glutamin	4,7	5,3	3,0	—
Tyrosin/Glycin				—
Asparagin	3,6	4,0	2,7	—
Serin ?				—
Glutaminsäure	5,1	4,8	2,1	—
Asparaginsäure	3,3	3,0	1,6	—

nicht hinreichend genau bestimmen, da die Flecken dieser Substanzen zu nahe bei anderen, kräftiger gefärbten Flecken lagen. Leucin/Isoleucin und Tyrosin/Glycin konnten bei der angewandten Methodik nicht voneinander getrennt werden, so daß keine Entscheidung darüber gefällt werden konnte, welche der Substanzen im einzelnen vorliegt.

2. Pflanzen belichtet, aber unbelüftet (volle Nährlösung nach KNOP*)*

Diese Versuchsgruppe besteht aus 48 Einzelversuchen mit je 4 bis 5 Pflanzen. 45 Bestimmungen des p_H-Wertes am Ende des jeweiligen Versuches ergaben einen Wert von 4,55 mit einer Schwankungsbreite von p_H 4,23 bis p_H 4,70. Der p_H-Wert der Lösung hatte sich also während der Kulturzeit der Pflanzen faktisch nicht verändert (Anfangs-p_H-Wert 5,40, nach zweimaliger Sterilisation 4,41).

Auch hier spiegelten die Chromatogramme der von den Wurzeln abgetropften Nährlösung die Verhältnisse der alkoholischen Wurzelextrakte wider (Spalte 2 in den Tabellen 2 und 3). Allerdings hatte sich die relative Farbintensität der Flecken von Glutamin, Substanz a, Valin und Leucin/Isoleucin gegenüber denen der alkoholischen Wurzelextrakte relativ verstärkt (Spalten 1 und 2 der Tabellen 2 und 3). Man darf hierin eine relativ verstärkte Abgabe dieser Substanzen erblicken. Bei den Wurzelextrakten war nur die relative Farbintensität des Phenylalanins etwas stärker angestiegen, und Alanin war im Wurzelextrakt nachweisbar. Es ist jedoch bemerkenswert, daß in den Chromatogrammen der von den Wurzeln abgetropften Nährlösung außer Phenylalanin zwei noch unbekannte Ninhydrin-positive Substanzen auftraten, d und e, die sich weder im alkoholischen noch im wäßrigen Wurzelextrakt von Pflanzen dieser Versuchsgruppe nachweisen ließen. Zwar traten diese beiden Substanzen ausschließlich auf 2 mm breiten Streifen auf, was auf ihre außerordentlich geringe Konzentration in der analysierten Nährlösung schließen läßt. Da die gleichen Substanzen in den um ein Vielfaches stärker konzentrierten Wurzelextrakten auf 5 mm breiten Streifen nicht nachweisbar waren, muß vermutet werden, daß diese Stoffe entweder überhaupt nicht in der Wurzel vorhanden waren oder aber in ihr zum mindesten in sehr geringer Konzentration vorlagen.

Sauerstoff- und CO_2-Mangel der Nährlösung und des Gasraumes wirken sich also nicht nur in einer Verringerung der Gesamtmenge der freien Aminosäuren und Amide in der Wurzel und in der Nährlösung aus (Tabelle 1), sondern auch in einer Verschiebung des mengenmäßigen Anteils der einzelnen Substanzen, d. h. sie verursachen Veränderungen in der Abgabeintensität der einzelnen Substanzen.

3. Pflanzen unbelichtet, aber belüftet (volle Nährlösung nach KNOP*)*

22 Einzelversuche mit je 4—5 Pflanzen. Der p_H-Wert der Versuchslösung betrug am Ende der einzelnen Versuche im Mittel 5,09

(22 Analysen) mit einer Schwankungsbreite von p_H 4,30 bis p_H 5,50. Er war also um etwa 0,7 p_H-Einheiten angestiegen (von p_H 4,41 auf p_H 5,09).

Wiederum läßt sich die Ähnlichkeit zwischen den beiden Chromatogrammarten nicht verkennen (Spalte 3 der Tabellen 2 und 3). Da in den dargestellten Tabellen jeweils die Summe der Punktwerte einer Substanz pro Versuchsgruppe durch die Zahl der Einzelversuche dividiert wurde, machen die niedrigen Farbwerte dieser Versuchsgruppe in der Tabelle 3 deutlich, daß auf sehr vielen Chromatogrammen trotz gesunden Wurzelwachstums (Kapitel D, Tabelle 5) keine Aminosäuren oder Amide mehr nachweisbar waren. Bei einem Vergleich der einzelnen Streifen zeigte es sich, daß zwar Glutamin, die Substanz a, Valin und Leucin/Isoleucin regelmäßig, aber mit nur geringen Farbwerten in Erscheinung traten, während Asparaginsäure, Glutaminsäure und Asparagin deutlichere Flecken hatten, aber unregelmäßiger auftraten. Als Besonderheit dieser Gruppe ist die Substanz c anzusehen, die sich als deutlicher Fleck auf den Chromatogrammen der alkoholischen Wurzelextrakte zu erkennen gab, in der Nährlösung hingegen fehlte. Andererseits war in der Nährlösung Alanin nachweisbar, das in den Wurzelextrakten die Nachweisbarkeitsgrenze unterschritten zu haben schien.

4. N-freie Nährlösung nach v. d. Crone, *belichtet und belüftet*

10 Versuche mit je 5 Pflanzen. p_H-Wert der Nährlösung bei Beendigung der Versuche im Mittel 6,08 (14 Analysen) mit einer Schwankungsbreite von p_H 5,45 bis p_H 6,84. Der p_H-Wert hatte sich demnach um rund 0,6 p_H-Einheiten in Richtung auf die alkalische Seite erhöht (von p_H 5,51 auf p_H 6,08, vgl. S. 212, Anm. 1).

Trotz starken Wurzelwachstums (Tabelle 5, S. 227), das vermutlich durch die veränderte Salzzusammensetzung der Nährlösung bedingt wurde (S. 212, Anm. 1), waren in der von den Wurzeln abtropfenden Nährlösung (Spalte 4 der Tabellen 2 und 3) lediglich äußerst geringe Mengen von Asparaginsäure und Glutamin, der Substanz a und von Alanin vereinzelt nachweisbar. Aus Tabelle 1 geht außerdem die starke Abnahme der Gesamtmenge freier Aminosäuren und Amide in der Wurzel bei N-freier Kultur hervor. Besonders deutlich war die Verringerung der Asparaginmenge, was gut mit unseren jetzigen Vorstellungen über die Rolle des Asparagins als einer N-Reservesubstanz (Braunstein 1947; Kating 1955; Pfennig 1956; Keser 1956) übereinstimmen dürfte.

Alanin ließ sich weder in den wäßrigen noch in den alkoholischen Extrakten nachweisen. Hingegen war wieder die Substanz c mit einem deutlichen Fleck vertreten, während die relative Menge der Substanz a stark abgenommen hatte.

Das Verhältnis der Farbintensitäten der Flecken von Asparaginsäure, Glutaminsäure, Glutamin und Valin in den Wurzelextrakten hatte sich

gegenüber der Versuchsgruppe mit den optimalen Lebensbedingungen für die Pflanzen nicht verschoben. Hingegen zeigten Leucin/Isoleucin und Phenylalanin eine relative Zunahme ihrer Bedeutung am Anteil der freien Aminosäuren bzw. Amide in der Wurzel.

5. Bedeutung der infizierenden Mikroorganismen für den Aminosäurennachweis in der Nährlösung

Bisher wurden lediglich die absolut sterilen Kulturen berücksichtigt. Es zeigte sich, daß auch unter diesen Verhältnissen von den Pflanzenwurzeln Aminosäuren und Amide an die Nährlösung abgegeben werden, d. h. die Abgabe der erwähnten Substanzen ist nicht erst eine Folge der Wechselbeziehungen zwischen Mikroorganismen und den höheren Pflanzen oder gar bloß das Ergebnis der metabolischen Tätigkeit der Mikroorganismen selbst. Nachdem schon früher wiederholt behauptet wurde, daß bei Gegenwart von Mikroorganismen in der Nährlösung besonders große Mengen organischer Substanz außerhalb der Wurzel zu beobachten seien, legten LINSKENS und KNAPP (1955) dieses abermals experimentell dar.

Zufällig infizierte Nährlösungen wiesen weder in bezug auf die Art der Aminosäuren und Amide noch hinsichtlich deren relativen Anteiles bei den ersten 3 Versuchsgruppen meiner Untersuchung so deutliche Unterschiede gegenüber den Sterilkulturen auf, wie sie LINSKENS und KNAPP (1955) schilderten. Allerdings war der Keimbefall stets äußerst gering und ließ sich meist erst feststellen, nachdem die Keime auf Standardnährböden (vgl. Methodik) abgeimpft und eine Woche lang kultiviert worden waren. Lediglich in der N-Mangel-Kultur waren unsterile Nährlösungen besonders reich an Aminosäuren, und zwar traten in diesem Falle regelmäßig und stark Asparaginsäure, Glutaminsäure, Glutamin, die Substanz a, Leucin/Isoleucin und Phenylalanin auf, vereinzelt auch Alanin und Asparagin.

6. Untersuchungen an einzelnen Wurzelzonen (volle Nährlösung nach KNOP*) belichtet und belüftet*

16 Einzelversuche mit je 5 Pflanzen sind in dieser Versuchsgruppe zusammengefaßt. Eingangs wurde bereits die Methodik der Wurzelspitzenisolierung und der Chromatographie der von den Wurzelspitzen abgesaugten Lösung dargelegt.

In Tabelle 4 sind die Ergebnisse dieser Versuchsgruppe zusammengefaßt.

Die Ergebnisse sprechen deutlich für eine unterschiedliche Stoffabgabe in den beiden analysierten Wurzelzonen: Während die Chromatogramme der von der Wurzelhaarzone abgetropften Lösung (Spalte 2)

in ihren wesentlichen Zügen nicht nur denen der von der intakten Wurzel abgetropften Lösung (Tabelle 3, Spalte 1), sondern auch denen des wäßrigen und alkoholischen Wurzelextraktes (Tabelle 4, Spalte 4) derselben Zone glichen, wichen die der Wurzelspitzen (Tabelle 4, Spalte 1) deutlich von den entsprechenden Chromatogrammen ab: Glutaminsäure, Valin, Leucin/Isoleucin und Phenylalanin waren in dem von der Wurzel-

Tabelle 4. *Mittlere Farbintensität der Aminosäuren- und Amidflecken auf Papierchromatogrammen der von den Wurzeln abgetropften bzw. abgesaugten Nährlösung sowie der alkoholischen Wurzelextrakte* (7,0 = stärkste Färbung; — = nicht nachweisbar)

Substanz	Nährlösung		Alkoholischer Extrakt	
	1	2	3	4
	Streckungszone und Meristem	Wurzelhaarzone	Streckungszone und Meristem	Wurzelhaarzone
Nicht identifiziert e	—	—	—	—
Nicht identifiziert d	—	—	—	—
Nicht identifiziert c	—	—	—	0,3
Nicht identifiziert b	1,4	0,4	5,0	1,3
Nicht identifiziert a	6,8	6,4	5,8	7,0
Phenylalanin	0,4	2,8	4,7	4,0
Leucin/Isoleucin	1,2	5,9	6,1	6,1
γ-Aminobuttersäure ?				
Valin	1,2	5,7	6,3	6,1
Alanin	—	—	0,8	—
Glutamin	7,0	6,4	7,0	7,0
Tyrosin/Glycin				
Threonin	1,8	0,2	4,8	3,3
Asparagin	5,4	3,0	5,8	5,3
Serin ?				
Glutaminsäure	3,6	4,7	6,4	6,2
Asparaginsäure	4,0	3,7	4,4	5,3

spitze abgesaugten Wasser relativ bedeutend schwächer vertreten als im alkoholischen bzw. wäßrigen Wurzelspitzen- und Gesamtwurzelextrakt (Tabelle 4, Spalte 3 und Tabelle 2, Spalte 1), und auch weniger als in der von der Wurzelhaarzone (Tabelle 4, Spalte 2) sowie der gesamten Wurzel (Tabelle 3, Spalte 1) abgetropften Lösung. Andererseits waren Asparagin, Threonin und die Substanz b in dem von der Wurzelspitze abgesaugten Wasser relativ stärker vertreten, als in dem von der Wurzelhaarzone und in dem von der gesamten Wurzel abgetropften Wasser.

Es liegt daher der Schluß nahe, daß unter den von der intakten Wurzel abgegebenen Aminosäuren und Amiden die Fraktion dieser letztgenannten Substanzen besonders von der Streckungszone einschließlich des Meristems geliefert wird, während die Gruppe der erstgenannten Substanzen dem Bereich der Wurzelhaarzone entstammt.

D. Diskussion

Die dargelegten Versuchsergebnisse sowie die in der Literatur enthaltenen Angaben werfen 3 Fragen auf:

1. Werden die in der sterilen Nährlösung nachweisbaren organischen Substanzen von lebenden, unverletzten oder aber von verletzten, absterbenden bzw. toten Zellen geliefert?

2. Sollte es sich erweisen, daß diese organischen Substanzen lebenden Zellen entstammen, dann wäre zu prüfen, ob die Wurzeln Zonen stärkster Abgabe organischer Stoffe aufweisen.

3. Welcher Mechanismus bewirkt die etwaige Abgabe dieser Stoffe?

EBERHARDT (1954) war bisher der einzige, der die Abgabe organischer Substanzen (in diesem Falle des fluorescierenden Scopoletins) aus lebenden Zellen, und zwar aus den Spitzen turgescenter Wurzelhaare direkt nachweisen konnte. Alle anderen Feststellungen über die „Ausscheidung" organischer Stoffe aus lebenden Zellen basieren auf Indizienbeweisen.

So machten VIRTANEN und LAINE (1935) darauf aufmerksam, daß der bemerkenswerte Unterschied zwischen der großen Zahl der Aminosäuren und Amide in den Knöllchen der infizierten Leguminosenwurzeln und der geringen Zahl dieser Substanzen im Nährmedium auf eine Abgabe der erwähnten Stoffe aus lebenden Zellen schließen lasse, da bei toten oder absterbenden Zellen alle Aminosäuren bzw. Amide in das Nährmedium übertreten müßten. Auch das Abhängigkeitsverhältnis zwischen der Menge und Zahl der in der Nährlösung enthaltenen organischen Substanzen vom physiologischen Zustand der Pflanze und von Veränderungen der Außenfaktoren weisen auf eine Abgabe dieser Substanzen aus lebenden Zellen hin (STOKLASA und ERNEST 1909; KOSTYTSCHEW 1926; STARKEY 1929a und b; VIRTANEN und HAUSEN 1935; KANDLER 1951; SCHMIDT 1953; EBERHARDT 1955; MARTIN 1956). Hier seien auch die interessanten Ergebnisse CHABROLINS (1938) sowie die von BROWN und EDWARDS (1944) erwähnt. Die genannten Autoren zeigten, daß Samen von *Orobanche speciosa* und *Striga lutea* lediglich dann keimen, wenn sie sich in unmittelbarer Nähe sich gerade streckender Wurzelhaare (CHABROLIN 1938) oder des Meristems einschließlich der Streckungszone der Wirtswurzeln befinden (BROWN und EDWARDS 1944). STILLE (1938) und STOLP (1952) wiesen außerdem darauf hin, daß besonders noch wachsende Wurzelhaare von Bakterien dicht besiedelt werden.

Diese Befunde lassen vermuten, daß mindestens einige organische Substanzen der anorganischen Nährlösung aus lebenden Zellen stammen müssen.

Die Ergebnisse der mitgeteilten eigenen Untersuchungen, in denen die starke Abhängigkeit der Aminosäuren- und Amidabgabe von den wechselnden Umweltfaktoren sowie die Unterschiede in der Abgabe durch verschiedene Wurzelzonen deutlich wurden, deuten gleichermaßen darauf hin, daß es sich hierbei um eine Abgabe aus lebenden Zellen handelte, zumal wenn man das Wurzelwachstum bei den verschiedenen Versuchsbedingungen berücksichtigt (Tabelle 5).

Die Versuche mit der Knopschen Nährlösung zeigen, daß einer Verringerung der Trockensubstanz der Wurzeln infolge unteroptimaler

Tabelle 5. *Frisch- und Trockengewicht (105° C bis zur Gewichtskonstanz) der am Wurzelhals abgeschnittenen Wurzeln; Mittelwert jeweils einer Versuchsgruppe, berechnet für die Wurzeln einer Pflanze; in Milligramm*

	1	2	3	4	5
Versuchsgruppe	Frischgewicht	Trockengewicht	Zahl der analysierten Pflanzen	Von Wurzeln einer Pflanze abgetropfte Nährlösung ml	Farbintensität der Chromatogramme der v. d. Wurzeln abgetropften Nährlösung. 3 = am deutlichsten, 0 = nichts zu erkennen (vgl. Tabelle 1)
KNOP, belichtet, belüftet[1] . .	314,3	6,3	60	0,02	3
KNOP, belichtet, unbelüftet[1]	373,0	4,2	18	0,25	2
KNOP, unbelichtet, belüftet[1]	253,0	3,7	26	0,06	1
v. D. CRONE, belichtet, belüftet[1,2]	426,0	8,7	29	0,20	0

[1] Die Zahl der Wurzelhaare war in auffälliger Form von den Kulturbedingungen abhängig, und zwar so, daß die weitaus meisten Wurzelhaare in der unbelüfteten Kultur, bei der sich die Wurzeln nahe der Oberfläche der Nährlösung hielten, und bei der N-freien Kultur ausgebildet wurden. Da die Menge der von den Wurzeln abgetropften Lösung im wesentlichen eine Funktion der Oberflächenentwicklung dieser Organe ist, darf man in den in Spalte 4 aufgeführten Werten relative Hinweise auf die Zahl der Wurzelhaare erblicken.

[2] Die N-freie Nährlösung nach v. D. CRONE weist eine andere Salzkombination auf als die volle Nährlösung nach KNOP (vgl. S. 212). Außerdem ist zu bedenken, daß die Versuchspflanzen nur 8 Tage alt wurden. Sie scheinen in ausreichender Menge über eigene N-Vorräte zu verfügen, so daß das Wachstum in dieser kurzen Frist durch N-Mangel nicht blockiert wird.

Lebensbedingungen eine Abnahme der an die Nährlösung abgegebenen Aminosäure- und Amidmenge parallel geht. Hieraus kann jedoch weder gefolgert werden, daß die in der Nährlösung nachgewiesenen Substanzen aus lebenden, noch daß sie aus toten Zellen stammen. Um zu entscheiden, ob die in der Nährlösung bei den drei ersten Versuchsgruppen nachgewiesenen Aminosäuren und Amide aus lebenden oder toten Zellen austreten, wurden folgende Versuche angesetzt: Pflanzen, die 6 Tage lang wie üblich auf der vollen Nährlösung (KNOP) belichtet und belüftet kultiviert worden waren, wurden nach Ablauf dieser Frist in der Impfkammer aus den Kulturgefäßen genommen, ihre Wurzeln wurden sorgfältig mit frischer Nährlösung abgespült, um Reste der alten Nährlösung zu entfernen, und diese Pflanzen wurden dann entweder auf neue volle Nährlösung (KNOP) umgepflanzt, in der Sublimat im Verhältnis 1:500 gelöst war, oder aber die Wurzeln wurden mit 96%igem Alkohol während 15 min abgetötet, aus dem Alkohol genommen und auf neue Nährlösung (KNOP) gepflanzt. Hierauf wurden die Kulturgefäße wie üblich verschlossen und im Kulturraum belichtet und belüftet aufgestellt. Nach

Ablauf von 2 Tagen wurden die Nährlösung und die Extrakte der mittels der beiden erwähnten Methoden abgetöteten Wurzeln wie gewohnt chromatographiert. Hierbei zeigte es sich nun, daß die Aminosäure- und Amidflecken gleicher Substanzen auf Chromatogrammen von Wurzelextrakten und auf denen der abgetropften Nährlösung (gleiche Volumina analysiert!) ± gleich farbstark waren, und daß sie auch nur etwas stärker gefärbt waren als Flecken der entsprechenden Substanzen auf den Chromatogrammen der von lebenden Wurzeln (KNOP, belichtet und belüftet) abgetropften Nährlösung. Das bedeutet, daß ganze abgetötete Wurzeln nur wenig mehr freie Aminosäuren und Amide abzugeben vermögen als lebende Wurzeln innerhalb von 6 Tagen. Da die Zahl toter Zellen (abgetötete Wurzelhaare sowie abgestoßene und dann schließlich abgestorbene Kalyptrazellen) an lebenden Wurzeln im Vergleich zur Gesamtzellzahl der Wurzeln verschwindend klein ist, müssen die innerhalb von 6 Tagen an die Nährlösung abgegebenen Aminosäuren und Amide aus lebenden Zellen stammen, in denen diese Stoffe dauernd neu gebildet werden.

Aus dem Fehlschlag des Aminosäurennachweises in der vierten Versuchsgruppe (N-freie Lösung nach v. D. CRONE) darf allerdings nicht auf eine Regulierung der Aminosäurenabgabe durch lebende Zellen geschlossen werden, denn bei akutem N-Mangel der Nährlösung könnte die Pflanze sowohl die aus absterbenden, wie auch die aus lebenden Zellen frei werdenden Aminosäuren und Amide sofort reassimilieren.

Die zahlreichen Indizienbeweise wie auch die eigenen Versuche führen demnach zu der Schlußfolgerung, daß die in sterilen, wäßrigen, anorganischen Nährlösungen höherer Pflanzen nachweisbaren organischen Substanzen in der überwiegenden Menge von lebenden Zellen geliefert werden, falls sorgfältig gearbeitet wurde.

Verschiedentlich vermutete man, daß die „Ausscheidung" organischer Substanzen durch Wurzeln höherer Pflanzen auf bestimmte Zonen dieser Organe beschränkt sei. Es mag sein, daß diesen Vermutungen Vorstellungen über das Vorhandensein einer Zone besonders geringen Permeationswiderstandes zugrunde lagen. Die inzwischen durchgeführten Untersuchungen über die Aufnahme von Wasser und Elektrolyten zeigten jedoch, daß Wasser und Ionen anorganischer Nährsalze mindestens von allen unverkorkten Bereichen der Wurzeln aufgenommen werden können (Ionen anorganischer Salze z. B.: KRAMER und WIEBE 1952; BROUWER 1954; WIEBE und KRAMER 1954; KRAMER 1956a; Wasser z. B.: SIERP und BREWIG 1936; ROSENE 1937, 1941, 1943; HAYWARD, BLAIR und SKALING 1942; BROUWER 1954; KRAMER 1956a). Bisher ist lediglich bezüglich des Wasser erwiesen, daß eine Zone maximaler Aufnahme vorhanden ist, die sich zudem noch je nach den auf die Pflanze einwirkenden Außenfaktoren verlagert. Es gelingt also auf diese

Weise nicht, eine ortsfeste Zone besonders geringer Permeationswiderstände an der Wurzeloberfläche zu finden, die Hinweise auf Bereiche erleichteter Abgabe organischer Substanzen geben könnte.

Die in der Literatur enthaltenen Angaben über das Vorhandensein einer Zone starker „Ausscheidung" organischer Substanzen durch die Wurzeloberfläche sind oft nicht stichhaltig fundiert (GOEBEL 1891, S. 211; KUNZE 1906; FREY-WYSSLING 1935; SCHMIDT 1953; GRÜMMER 1955). In anderen Arbeiten konnte jedoch die „Ausscheidung" organischer Substanz auf bestimmte Zonen lokalisiert werden: So scheint nur die Streckungszone einschließlich des Meristems bzw. allein das Meristem Ameisensäure (CZAPEK 1896), Adenosin-Monophosphorsäure und Flavanon (LUNDEGÅRDH und STENLID 1944), d-Xyloketose (BROWN und EDWARDS 1944; BROWN, JOHNSON, ROBINSON und TODD 1949) und ein fluorescierendes „Wurzelspitzenglucosid" (GOODWIN und POLLOCK 1954; EBERHARDT 1954, 1955) abzugeben, während Scopoletin und das β-Glucosid des Scopoletins (?) (EBERHARDT 1954, 1955), bestimmte Schleimstoffe (STOLP 1952) und ein die Keimung von *Orobanche speciosa* stimulierender Stoff (CHABROLIN 1938) von den Wurzelhaaren „ausgeschieden" werden.

Die eigenen Untersuchungen zeigten (Tabelle 4), daß mit Ausnahme der Substanzen c, d und e, die nur unter besonderen Bedingungen in der wäßrigen Nährlösung nachweisbar waren, alle mit der angewandten Methodik feststellbaren Aminosäuren und Amide sowohl von der Streckungszone einschließlich des Meristems als auch von der Wurzelhaarzone abgegeben werden. Lediglich in bezug auf das relative Mengenverhältnis der einzelnen Substanzen untereinander bestehen deutliche Unterschiede zwischen den Stoffabgaben der beiden geprüften Zonen: Asparagin, Threonin und die Substanz c dürften besonders intensiv von der apikalen Wurzelzone abgegeben werden, während die Abgabe von Glutaminsäure, Valin, Leucin/Isoleucin und Phenylalanin in der Wurzelhaarzone hohe Werte erreicht.

Im Hinblick auf die Aminosäuren- und Amidabgabe wie auch bezüglich der „Ausscheidung" anderer organischer Substanzen läßt sich demnach an der Wurzeloberfläche keine distinkte Zone erkennen, in der ausschließlich diese Stoffe an das Nährmedium abgegeben werden; vielmehr scheint die Abgabe einzelner Aminosäuren und Amide in bestimmten Bereichen lediglich besonders stark zu sein. Das würde bedeuten, daß die Abgabe dieser, wie auch anderer organischer Substanzen, nicht so sehr durch Orte allgemein erleichterter Permeation bestimmt wird, sondern eine Folge verschiedener Faktoren ist, unter denen z. B. der Ort der Synthese dieser Substanzen, ihre Bedeutung im Stoffwechsel, ihre Transportierbarkeit und der Bedarf anderer Gewebeabschnitte an diesen Stoffen eine führende Rolle spielen könnten.

Die Beantwortung der Frage nach dem Mechanismus der Abgabe organischer Substanzen durch die Wurzeln an die umgebende Nährlösung stößt auf erhebliche Schwierigkeiten. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß es kaum angebracht erscheint, den Vorgang der Anreicherung zelleigener, organischer Stoffe in der anorganischen, die Wurzeln umgebenden Nährlösung, von vornherein als eine „Ausscheidung" dieser Stoffe zu bezeichnen: Mit dem Begriff „Ausscheidung" wird leicht die Vorstellung eines Transportes beliebiger Substanzen aus der Zelle oder dem Gewebe in das umgebende Medium auf Grund eines aktiven Stoffwechselgeschehens verknüpft; d. h. man vermutet, daß hierbei Arbeit geleistet wird. In fast keinem Falle, in dem die Anreicherung organischer Stoffe in der anorganischen Nährlösung untersucht wurde, gelang jedoch der Nachweis, daß von der Zelle hierbei Arbeit geleistet wurde (falls man diesem Problem überhaupt Beachtung schenkte). Es scheint daher besser, für diesen Vorgang den neutraleren Ausdruck „Abgabe" zu wählen, wie es auch in der vorliegenden Arbeit geschehen ist.

KANDLER (1951) und BÖRNER (1955) vertraten die Ansicht, die Anreicherung von Aminosäuren, Amiden und Zuckern in der die Wurzeln der Versuchspflanzen umgebenden anorganischen Nährlösung sei das Ergebnis einer Diffusion. Hierauf scheinen z.T. ebenfalls die eigenen Untersuchungen hinzudeuten (Tabellen 2 und 3), in denen große Übereinstimmungen im relativen Farbintensitätsverhältnis zwischen den Chromatogrammflecken der alkoholischen und wäßrigen Wurzelextrakte einerseits und denen der von den Wurzeln abgetropften Nährlösung andererseits nicht zu verkennen sind. LUNDEGÅRDH und STENLID (1944) verliehen einer anderen Ansicht Ausdruck (S. 23): „the negative charge of the membrane will be expressed as a tendency to throw out negative ions into the medium and statistically larger molecules will sometimes also be liberated."

Neuerdings wurde außerdem verschiedentlich die Ansicht vertreten, daß in der Plasmagrenzschicht befindliche oder gar an die Außenlösung abgegebene Fermente für die Ansammlung zelleigener Substanzen in der Nährlösung verantwortlich sein könnten (vgl. die Zusammenfassung von ROTHSTEIN 1954 sowie KATING 1955). Der Nachweis, daß von der Pflanze abgegebene Enzyme in der Nährlösung vorhanden seien, ist jedoch nur in den seltensten Fällen geglückt. Wenn auch inzwischen zahlreiche indirekte Hinweise auf das mögliche Vorhandensein von Fermenten in den Plasmagrenzschichten gewonnen werden konnten, wird man trotzdem die Richtigkeit der Annahme, daß diese Fermente maßgeblich an der Anreicherung organischer Substanzen in der anorganischen Nährlösung beteiligt seien, noch nicht als bewiesen betrachten dürfen.

Mir scheint, daß weder die eigenen Versuche, noch die oben referierten widerspruchsvollen Aussagen der verschiedenen Autoren den wahren Mechanismus der Abgabe organischer Substanzen durch die Wurzeln aufzuhellen vermögen. Man muß sogar zugeben, daß es unklar ist, ob es sich bei dieser Abgabe um einen aktiven Stoffwechselvorgang (also um eine Ausscheidung) handelt, oder ob diese organischen Substanzen passiv in der Nährlösung angereichert werden (beispielsweise durch Diffusion). Mit Recht machte HELDER (1956, S. 472) darauf aufmerksam, daß es oft sehr schwer sei, „to say to what extent an excretion is connected with metabolism or not".

Zusammenfassung

Es wurde die Abgabe von Aminosäuren und Amiden durch die Wurzeln steril aufgezogener Pflanzen von *Helianthus annuus* L. untersucht. Die Ergebnisse waren folgende:

1. Die Abgabe von Aminosäuren und Amiden durch die Wurzeln der Versuchspflanzen an die Nährlösung ist zum überwiegenden Teil an lebende Zellen geknüpft, nicht aber eine Folge des Todes von Wurzelhaaren oder von abgestoßenen Kalyptrazellen.

2. Die Gesamtmenge der abgegebenen Aminosäuren und Amide und der relative Anteil der einzelnen Substanzen an der Gesamtabgabe sind von den Umweltverhältnissen abhängig, und zwar so, daß sich optimale Lebensbedingungen in einer maximalen Aminosäure- und Amidabgabe äußern.

3. Sowohl die Wurzelhaarzone als auch die haarfreie Streckungszone einschließlich des Meristems und der lebenden, noch nicht abgestoßenen Kalyptrazellen geben alle 11 identifizierte und 2 weitere unbestimmte Aminosäuren und Amide ab, jedoch in unterschiedlichen Mengenverhältnissen: Asparagin, Threonin und eine unbekannte Substanz scheinen besonders von der Streckungszone einschließlich des Meristems abgegeben zu werden, während Glutaminsäure, Valin, Leucin/Isoleucin und Phenylalanin hauptsächlich der Wurzelhaarzone entstammen dürften.

4. Es gelang nicht, den Abgabemechanismus zu erkennen.

Literatur

ALLEN, M. B.: Excretion of organic compounds by *Chlamydomonas*. Arch. Mikrobiol. (Berl.) **24**, 163—168 (1956). — ALLSOPP, A.: Chromatographic study of meristematic plant tissues. Nature (Lond.) **161**, 833—835 (1948). — BÖRNER, H.: Die Ausscheidung organischer Verbindungen aus den Samen von Roggen (*Secale cereale* L.), Weizen (*Triticum aestivum* L.) und Gerste (*Hordeum vulgare* L.) während der Quellung. Naturwiss. **42**, 48 (1955). — BONNER, J.: The role of toxic substances in the interactions of higher plants. Bot. Review **16**, 51—66 (1950). — BORRISS, H.: Über die inneren Vorgänge bei der Samenkeimung und ihre Beeinflussung durch Außenfaktoren. Jb. wiss. Bot. **89**, 254—339 (1940). — BRAUNSTEIN, A. E.: Trans-

amination and the integrative functions of the dicarboxylic acids in nitrogen metabolism. Adv. Protein Chem. **3**, 1—52 (1947). — BROUWER, R.: The regulating influence of transpiration and suction tension on the water and salt uptake by the roots of intact *Vicia Faba* plants. Acta bot. neerl. **3**, 264—312 (1954). — BROWN, R., and M. EDWARDS: The germination of the seed of *Striga lutea* I. Host influence and the progress of germination. Ann. of Bot., N. S. **8**, 131—148 (1944). — BROWN, R., A. W. JOHNSON, E. ROBINSON and A. R. TODD: The stimulant involved in the germination of *Striga hermonthica*. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **136**, 1—12 (1949). BÜHNEMANN, F.: Untersuchungen über einen Sporulations- und Wachstumshemmstoff in *Oedogonium*-Kulturen. Arch. Mikrobiol. (Berl.) **23**, 14—27 (1955). — CHABROLIN, C.: La germination des grains de l'*Orobanche speciosa*. C. r. Acad. Sci. Paris **206**, 1990—1992 (1938). — CRAMER, F.: Papierchromatographie. Weinheim 1954. — CZAPEK, F.: Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen. Jb. wiss. Bot. **29**, 321—390 (1896). — DENFFER, D. v.: Über einen Wachstumshemmstoff in alternden Diatomeenkulturen. Biol. Zbl. **67**, 7—13 (1948). — DENT, C. E., A. W. STEPKA and F. C. STEWARD: Detection of the free amino acids of plant cells by partition chromatography. Nature (Lond.) **160**, 682—683 (1947). — EBERHARDT, F.: Ausscheidung einer organischen Verbindung aus den Wurzeln des Hafers (*Avena sativa* L.). Naturwiss. **41**, 259 (1954). — Über fluorescierende Verbindungen in der Wurzel des Hafers. Z. Bot. **43**, 405—422 (1955). — EVENARI, M.: Germination inhibitors. Bot. Review **15**, 153—197 (1949). — FOGG, G. E.: The production of extracellular nitrogenous substances by a blue-green alga. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B **139**, 372—397 (1952). — FRANK, H.: Über den Stickstoffverlust bei alternden Pflanzen. Planta (Berl.) **44**, 319—340 (1954). — FREY-WYSSLING, A.: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanze. Berlin 1935. — FRIES, N., and B. FORSMAN: Quantitative determination of certain nucleic acid derivatives in pea root exudate. Physiol. Plantarum (Copenh.) **4**, 410—420 (1951). — FUNK, G.: Die Algenvegetation des Golfs von Neapel nach neueren ökologischen Untersuchungen. Pubbl. Staz. zool. Napoli **7**, Suppl. 1927. — GOEBEL, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen, Teil 2. Marburg 1891. — GOODWIN, R. H., and B. M. POLLOCK: Studies on roots. I. Properties and distribution of fluorescent constituents in *Avena* roots. Amer. J. Bot. **41**, 516—520 (1954). — GRÜMMER, G.: Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. Allelopathie. Biol. Zbl. **72**, 494—518 (1953). — Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. Allelopathie. Jena 1955. — HAYWARD, H. E., W. M. BLAIR and P. E. SKALING: Device for measuring entry of water into roots. Bot. Gaz. **104**, 152—160 (1942). — HELDER, R. J.: The loss of substances by cells and tissues (salt glands). In W. RUHLANDS Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 2, S. 468—488. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. — HELLMANN, H.: Papierchromatographie. In K. PAECH u. M. V. TRACEY, Moderne Methoden der Pflanzenanalyse, Bd. 1, S. 127—148. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. HEVESY, G.: Interaction between the phosphorous atoms of the wheat seedling and the nutrient solution. Ark. Bot. (Stockh.) A **33**, Nr 2 (1949). — HUNT, G. E.: Amino acids in the roots and nodules of five species of legumes. Amer. J. Bot. **36**, 825 (1949). — A comparative chromatographic survey of the amino acids in five species of legume roots and nodules. Amer. J. Bot. **38**, 452—457 (1951). — JANKE, A.: Arbeitsmethoden der Mikrobiologie. I. Allgemeine mikrobiologische Methoden. Dresden 1946. — KANDLER, O.: Papierchromatographischer Nachweis der Aminosäurenausscheidung in vitro kultivierter Maiswurzeln. Z. Naturforsch. **6b**, 437 bis 445 (1951). — KATING, H.: Über die Aktivität der Zelloberfläche bei der Assimilation von Amino- und Amidstickstoff durch *Endomycopsis vernalis*. Arch. Mikrobiol. (Berl.) **22**, 368—395 (1955). — KESER, M.: Papierchromatographische Untersuchungen über das Auftreten freier und gebundener Aminosäuren in höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **45**, 273—288 (1955). — KNAPP, R.: Experimentelle

Soziologie der höheren Pflanzen, Bd. 1. Stuttgart 1954. — KNAPP, R., u. S. FURTHMANN: Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung von Hemmstoffen für das Wachstum und die Vergesellschaftung höherer Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 252—269 (1954). — KOSTYTSCHEW, S.: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 1. Berlin 1926. — KRAMER, P. J.: Roots as absorbing organs. In W. RUHLANDS Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 3, S. 188—214. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956a. — Permeability in relation to respiration. In W. RUHLANDS Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 2, S. 358—368. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956b. — KRAMER, P. J., and H. H. WIEBE: Longitudinal gradients of P^{32} absorption in roots. Plant. Physiol. **27**, 661—674 (1952). — KUNZE, G.: Über Säureausscheidung bei Wurzeln und Pilzhyphen und ihre Bedeutung. Jb. wiss. Bot. **42**, 357—393 (1906). — LINSKENS, H. F., u. R. KNAPP: Über die Ausscheidung von Aminosäuren in reinen und gemischten Beständen verschiedener Pflanzenarten. Planta (Berl.) **45**, 106—117 (1955). — LUNDEGÅRDH, H., and G. STENLID: On the exudation of nucleotides and flavanone from living roots. Ark. Bot. (Stockh.) A **31**, Nr. 10 (1944). — MADAN, CH. L.: Die Verteilung der freien Aminosäuren in der Pflanze und ihre Beeinflussung durch photoperiodische Induktion (Untersuchungen an *Kalanchoë bloßfeldiana*). Planta (Berl.) **47**, 53—80 (1956). — MARTIN, P.: Qualitative und quantitative Untersuchungen über die Ausscheidung organischer Verbindungen aus den Keimwurzeln des Hafers (*Avena sativa* L.). Naturwiss. **43**, 227—228 (1956). — MATTHIAS, W.: Über ein papierchromatographisches Verfahren für Serienuntersuchungen in der Pflanzenzüchtung. Züchter **24**, 313—316 (1954). — MOLISCH, H.: Der Einfluß einer Pflanze auf die andere. Allelopathie. Jena 1937. — NIEMANN, E.: Vergleichende Untersuchungen über die Ausscheidung keimungshemmender Stoffe aus Früchten und Samen unter besonderer Berücksichtigung von *Foeniculum vulgare*. Flora (Jena) **139**, 185—242 (1952). — PFENNIG, N.: Freie und gebundene Aminosäuren in knöllchentragenden und knöllchenfreien Erbsenpflanzen verschiedener Altersstadien. Arch. Mikrobiol. (Berl.) **24**, 8—30 (1956). — PRATT, R.: Influence of the size of the inoculum on the growth of *Chlorella vulgaris* in freshly prepared culture medium. Amer. J. Bot. **27**, 52—56 (1940). — Studies on *Chlorella vulgaris*. V. Some properties of the growth inhibitor formed by *Chlorella* cells. Amer. J. Bot. **29**, 142—148 (1942). — Studies on *Chlorella vulgaris*. VI. Retardation of photosynthesis by a growth-inhibiting substance from *Chlorella vulgaris*. Amer. J. Bot. **30**, 32—33 (1943a). — Studies on *Chlorella vulgaris*. VII. Influence of the age of the culture on the rates of photosynthesis and respiration. Amer. J. Bot. **30**, 404—408 (1943b). — Studies on *Chlorella vulgaris*. IX. Influence on growth of *Chlorella* of continuous removal of Chlorellin from the culture solution. Amer. J. Bot. **31**, 418 bis 421 (1944). — PRATT, R., and J. FONG: Studies on *Chlorella vulgaris*. II. Further evidence that *Chlorella* forms a growth-inhibiting substance. Amer. J. Bot. **27**, 431—436 (1940). — PRATT, R., J. F. ONETO and J. PRATT: Studies on *Chlorella vulgaris*. X. Influence of the age of the culture on the accumulation of Chlorellin. Amer. J. Bot. **32**, 405—408 (1945). — ROBERG, M.: Ein Beitrag zur Stoffwechselphysiologie der Grünalgen. Jb. wiss. Bot. **72**, 369—384 (1930). — ROSENE, H. F.: Distribution of the velocities of absorption of water in the onion root. Plant Physiol. **12**, 1—19 (1937). — Comparison of rates of water intake in contiguous regions of intact and isolated roots. Plant Physiol. **16**, 19—38 (1941). — Quantitative measurement of the velocitiy of water absorption in individual root hairs by a microtechnique. Plant Physiol. **18**, 588—607 (1943). — ROTHSTEIN, A.: The enzymology of the cell surface. Protoplasmatologia, II. E. **4**, 1—86 (1954). — SACHS, J.: Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Untersuchungen über die allgemeinsten Lebensbedingungen der Pflanzen und die Funktion ihrer Organe. Leipzig 1865. — SCHMIDT, H. H.: Untersuchungen zu den Fluoreszenz-

erscheinungen der Keimpflanzen von *Lolium* ssp. im ultravioletten Licht. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 420—426 (1953). — Schropp, W.: Der Vegetationsversuch. I. Methodik der Wasserkultur höherer Pflanzen. Methodenbuch 8, Radebeul 1951. Schwarz, F.: Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, 135 bis 188 (1883). — Sierp, H., u. A. Brewig: Quantitative Untersuchungen über die Wasserabsorptionszone der Wurzel. Jb. wiss. Bot. **82**, 99—122 (1936). — Starkey, R. L.: Some influences of the development of higher plants upon the microorganisms in the soil. II. Influence of the stage of growth upon abundance of organisms. Soil Sci. **27**, 355—378 (1929a). — Some influences of the development of higher plants upon the microorganisms in the soil. III. Influence of the stage of plant growth upon some activities of the organisms. Soil Sci. **27**, 433—444 (1929b). — Steward, F. C., and J. F. Thompson: The nitrogenous constituents of plants with special reference to chromatographic methods. Annual Rev. Plant Physiol. **1**, 233—264 (1950). — Steward, F. C., R. H. Wetmore, J. F. Thompson and J. P. Nitsch: A quantitative chromatographic study of nitrogenous components of shoot apices. Amer. J. Bot. **41**, 123—134 (1954). — Stille, B.: Untersuchungen über die Bedeutung der Rhizosphäre. Arch. Mikrobiol. (Berl.) **9**, 477—485 (1938). — Stoklasa, J., u. A. Ernest: Beiträge zur Lösung der Frage der chemischen Natur des Wurzelsekrets. Jb. wiss. Bot. **46**, 55—102 (1909). — Stolp, H.: Beiträge zur Frage der Beziehungen zwischen Mikroorganismen und höheren Pflanzen. Arch. Mikrobiol. (Berl.) **17**, 1—29 (1952). — Virtanen, A. I.: Neue Amino- und Ketosäuren in grünen Pflanzen und die Biosynthese der Aminosäuren. Angew. Chem. **67**, 381 bis 388 (1955). — Virtanen, A. I., and S. v. Hausen: Excretion of nitrogenous compounds from the root nodules of leguminous plants. Nature (Lond.) **135**, 184 bis 185 (1935). — Virtanen, A. I., and S. Laine: Chemical nature of the amino acids excreted by leguminous root nodules. Nature (Lond.) **136**, 756—757 (1935). — Virtanen, A. I., and J. K. Miettinen: On the composition of the soluble nitrogen in the pea plant and alder. Biochim. et Biophysica Acta **12**, 181—187 (1953). — Wanner, H., u. S. Schmucki: Hemmung der Wurzelatmung durch Ausscheidungen des Wurzelsystems. Ber. schweiz. bot. Ges. **60**, 413—425 (1950). — Weissflog, J.: Studien zum Phosphatstoffwechsel in der höheren Pflanze. II. Zur sterilen Kultur der höheren Pflanze. Planta (Berl.) **19**, 170—181 (1933). — West, P. M.: Excretion of thiamin and biotin by the roots of higher plants. Nature (Lond.) **144**, 1050 bis 1051 (1939). — Wiebe, H. H., and P. J. Kramer: Tranlocation of radioactive isotopes from various regions of roots of barley seedlings. Plant. Physiol. **29**, 342 bis 348 (1954).

Dr. Burkhard Frenzel, Bonn, Botanisches Institut, Meckenheimer Allee 170

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach Jansen" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Grundlagen der Schmalfilmtechnik

Leitfaden für die wissenschaftliche Kinematographie. Von **Hans-Henning Heunert** und **Kurt Philipp,** Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen. Mit 98 Abbildungen. VII, 200 Seiten Gr.-8°. 1957. Ganzleinen DM 38.—

Inhaltsübersicht: **A. Die Anwendungsmöglichkeiten der Kinematographie in der Wissenschaft.** — **B. Grundlegendes über die Gestaltung wissenschaftlicher Filmaufnahmen.** Über den Wahrheitsgehalt wissenschaftlicher Filmaufnahmen. Über die Qualität wissenschaftlicher Filmaufnahmen. Die Grundregeln für die Gestaltung wissenschaftlicher Filme. — **C. Die technische Ausrüstung für die Filmaufnahme.** Die Kamera. Das Stativ. Die Lichtquellen. Licht- und Farbmeßgeräte. Diverse Hilfsmittel für die Aufnahme und Aufnahmeanordnung. Das Filmmaterial. — **D. Die verschiedenen Aufnahmeverfahren.** Übersicht über die wichtigsten Arbeitsvorgänge. Die Innenaufnahme. Die Außenaufnahme. Die Mikroaufnahme. Besondere Aufnahmeverfahren. — **E. Weitere Bearbeitung des belichteten Filmmaterials.** Die Probeentwicklung. Die Arbeit der Kopieranstalt. Die Auswertung wissenschaftlicher Filmaufnahmen. Die Fertigstellung des Films. Projektionstechnische Fragen. — **F. Tabellen und Übersichtspläne.** — **G. Verzeichnis der Bildautoren.**

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Fortschritte der Botanik

Begründet von Fritz von Wettstein. Unter Zusammenarbeit mit mehreren Fachgenossen und mit der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Herausgegeben von Professor Dr. **Erwin Bünning**, Tübingen, und Professor Dr. **Ernst Gäumann**, Zürich.

Achtzehnter Band: Bericht über das Jahr 1955. Mit 30 Abbildungen. VI, 385 Seiten Gr.-8°. 1956. DM 59.—
Ganzleinen DM 62.60

Inhaltsübersicht: A. **Morphologie: Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle.** Von Professor Dr. L. Geitler, Wien. — **Morphologie einschließlich Anatomie.** Von Professor Dr. W. Troll und Professor Dr. H. Weber, Mainz. — **Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung.** Von Professor Dr. K. Steffen, Marburg a. d. Lahn. — **Submikroskopische Morphologie.** Von Privatdozent Dr. K. Mühlethaler, Zürich. — B. **Systemlehre und Pflanzengeographie: Systematik und Phylogenie der Algen.** Von Professor Dr. B. Schussnig, Jena. — **Systematik und Stammesgeschichte der Pilze.** Von Dozent Dr. H. Kern, Zürich. — **Systematik der Flechten.** Von Dr. J. Poelt, München. — **Systematik der Moose**[1]). Von Dr. J. Poelt, München. — **Systematik der Pteridophyten.** Von Dr. J. Poelt, München. — **Systematik der Spermatophyta.** Von Privatdozent Dr. H. Merxmüller, München. — **Paläobotanik**[1]). Von Professor Dr. K. Mägdefrau, München. — **Systematische und genetische Pflanzengeographie.** Areal- und Florenkunde. Von Professor Dr. H. Gams, Innsbruck. Floren- und Vegetationsgeschichte seit dem Ende des Tertiärs. Von Professor Dr. F. Firbas, Göttingen. — **Ökologische Pflanzengeographie.** Von Professor Dr. H. Walter, Stuttgart-Hohenheim, und Professor Dr. H. Ellenberg, Hamburg. — **Ökologie.** Von Professor Dr. Th. Schmucker, Hann.-Münden. — C. **Physiologie des Stoffwechsels: Physikalisch-chemische Grundlagen der Lebensprozesse (Strahlenbiologie)**[1]). Von Professor Dr. W. Simonis, Hannover. — **Zellphysiologie und Protoplasmatik.** Von Professor Dr. H. J. Bogen, Braunschweig. — **Wasserumsatz und Stoffbewegungen.** Von Professor Dr. B. Huber, München, und Privatdozent Dr. L. Bauer, Tübingen. — **Mineralstoffwechsel.** Von Professor Dr. H. Burström, Lund (Schweden). — **Stoffwechsel organischer Verbindungen I (Photosynthese)**[1]). Von Professor Dr. A. Pirson, Marburg a. d. Lahn. — **Stoffwechsel organischer Verbindungen II**[1]). Von Dr. F. Eberhardt, Tübingen. — D. **Physiologie der Organbildung: Vererbung.** Genetik der Mikroorganismen[1]). Von Professor Dr. Dr. H. Marquardt, Freiburg i. Br. Genetik der Samenpflanzen. Von Professor Dr. C. Harte, Köln-Riehl. Genetik der Bakterien[1]). Von Professor Dr. R. W. Kaplan, Frankfurt/Main. — **Cytogenetik**[1]). Von Professor Dr. J. Straub, Köln-Riehl. — **Wachstum**[1]). Von Dozent Dr. J. Reinert, Tübingen. — **Entwicklungsphysiologie.** Von Professor Dr. A. Lang, Los Angeles/California (USA). — **Physiologie der Fortpflanzung und Sexualität.** Von Privatdozent Dr. H. Linskens, Köln-Lindenthal. — **Bewegungen.** Von Professor Dr. E. Bünning, Tübingen. — **Viren.** Pflanzenpathogene Viren. Von Oberreg.-Rat Dr. E. Köhler, Braunschweig. Bakteriophagen[1]). Von Dozent Dr. Dr. W. Weidel, Tübingen. — Sachverzeichnis.

Die Abschnitte A und B sind von E. Gäumann und die Abschnitte C und D sowie das Sachverzeichnis von E. Bünning redigiert.

[1]) Der Beitrag folgt in Band XIX.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany